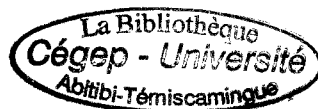


UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

INFLUENCE DE LA DISPERSION DES COUPES TOTALES ET DU TRAITEMENT  
EN COUPES PARTIELLES SUR LA QUALITÉ D'HABITAT DU TÉTRAS DU  
CANADA DANS LA PESSIÈRE NOIRE À MOUSSES DE L'OUEST DU QUÉBEC

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE EXTENSIONNÉE DE  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR  
DELPHIN RUCHÉ



MAI 2005



**Cégep** de l'Abitibi-Témiscamingue  
**Université** du Québec en Abitibi-Témiscamingue

### **Mise en garde**

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout particulièrement Louis Imbeau, mon directeur de recherche pour la confiance qu'il m'a accordée et sa réelle disponibilité tout au long de cette recherche. Merci aussi pour sa clairvoyance d'un bout à l'autre de ce travail dynamique, pour ses points de vue qui m'ont fait progresser, et pour l'immense qualité de son encadrement. Merci de m'avoir offert un accès à l'univers des Cris, à la forêt boréale ou encore aux hivers enneigés de la Baie James, entre autres merveilles. Merci à lui et Nancy de m'avoir accueilli sous leur toit avant que je ne m'en trouve un, et pour ces délicieux repas partagés, dont l'hommage au Portugal était devenu l'aboutissement inévitable.

Merci à Jean Ferron, pour avoir il y a deux ans entendu mon enthousiasme à accomplir un *Master* et d'en avoir convaincu Louis Imbeau, sans qui je n'aurais pas eu la chance de vivre cette aventure.

Merci pour leur enthousiasme et leur rigueur à Sandra Côté, Elise Vincent, Fred Coulombe, Dr Kuntz, Simon Canuel, David Savoie et Olivier Roquetanière qui ont contribué à faire de terrains aux conditions difficiles des aventures joyeuses, merci à eux pour leur amitié, précieuse.

Merci à Robert pour son infinie générosité, son inflexible bonne humeur, son vieux vélo et pour tous les bons moments qu'il reste encore à partager dans la vie.

Enfin merci à Camille encore Bonneaud, pour sa patience de trois années, sa pétillance et ses excès, son rayonnement émanant jusqu'outre-Atlantique, sans qui le Québec n'aurait pas eu la même saveur.

## RÉSUMÉ

Dans le cadre de ce travail de maîtrise, deux chapitres distincts sont présentés, ayant en commun l'influence de variables environnementales sur la qualité d'habitat du Tétrás du Canada (*Falci pennis canadensis*) dans la pessière noire à mousses de l'Ouest du Québec. Dans la première étude, l'influence d'origine anthropique du morcellement, de la perte et de la modification de l'habitat du Tétrás du Canada sur la variabilité de la qualité d'habitat a été mesurée par des recensements printaniers et une caractérisation à l'échelle des individus. Utilisant des nids artificiels, la seconde étude a permis d'approfondir les connaissances liées à l'influence des coupes partielles sur le risque de prédation des nids de Tétrás du Canada, consécutivement à la modification de son habitat et de la visibilité des nids. Des méthodes novatrices ont été utilisées dans les deux études, permettant d'apporter des informations nouvelles applicables en foresterie, mais aussi d'un point de vue méthodologique d'enrichir le débat relatif à l'utilisation des nids artificiels.

L'objectif de la première étude était d'évaluer la qualité des forêts résiduelles, en tant qu'habitat pour le Tétrás du Canada. Nous avons évalué la qualité des habitats en analysant la probabilité de présence observée des individus en fonction des superficies forestières potentiellement utilisables par cette espèce. Cette approche est nouvelle puisque les études antérieures utilisaient les stations d'appel comme élément de comparaison, sans tenir compte de la disponibilité d'habitat autour de ces stations. Enfin, nous avons affiné notre évaluation de qualité d'habitats en analysant individuellement les paramètres morphologiques des oiseaux capturés, et en vérifiant l'hypothèse selon laquelle les meilleurs habitats abritent les individus en meilleures conditions physique, en plus des individus les plus actifs dans la reproduction. Au cours des printemps 2003 et 2004, 432 points d'appel indépendants ont été effectués, permettant de contacter 323 tétras dont 110 ont été capturés afin de leur associer des attributs individuels (âge, poids, longueur du tarse et du bec). La qualité d'habitat a été estimée à partir (1) de la présence observée des individus sur les points d'appel (2) des attributs individuels (3) de la composition du paysage à l'intérieur de disques de 200 et 500 m de rayon centrés sur le point d'appel et (4) de mesures locales d'habitat. Dans les disques de 500 m, la composition du paysage n'a influencé ni la probabilité de présence, ni les attributs des individus ayant répondu à l'appel. Dans les disques de 200 m, la proportion de perturbations anthropiques a eu une influence négative sur la présence des tétras, tandis que cette dernière n'a pas été influencée par la proportion de forêts résiduelles hautes de 7 m et plus. La présence d'un cours d'eau à moins de 100 m de la station et un couvert latéral local plus dense ont augmenté les chances de présence d'un individu sur une station. Parmi les oiseaux capturés au point d'appel, la proportion d'adultes était la plus faible lorsque la proportion des perturbations anthropiques était plus forte à l'intérieur du disque. Parmi les mesures pouvant

améliorer l'habitat du Tétrás du Canada, la préservation des peuplements forestiers abritant un cours d'eau et la réduction des surfaces de coupes qui leur sont adjacentes pourraient être efficaces. Ces recommandations s'appliqueraient particulièrement dans le cas des séparateurs de coupes, souvent étroits, sensibles aux chablis et qui sont récoltés avant que les peuplements récoltés adjacents ne soient redevenus favorables au Tétrás du Canada.

Le premier objectif de la seconde étude était de mesurer l'influence des coupes partielles sur le risque de prédation des nids de Tétrás du Canada en période de ponte, alors que la femelle est temporairement absente du nid, et de vérifier l'hypothèse selon laquelle l'ouverture artificielle du peuplement induit une augmentation de la vulnérabilité de la ponte. Le second objectif visait à vérifier que le comportement de recouvrement des oeufs décrit par McCourt et al. (1973) pouvait avoir un effet positif sur la dissimulation de la ponte, et réduire le risque de prédation des œufs laissés sans surveillance. Le risque de prédation induit par la coupe partielle, la période critique durant laquelle la femelle abandonne temporairement son nid avant d'incuber et le comportement de recouvrement des oeufs sont à notre connaissance tous trois pris en compte pour la première fois chez un gallinacé. Des nids artificiels similaires aux nids de Tétrás du Canada ont été utilisés pour comparer, pendant la période naturelle de ponte, les risques de prédation entre des peuplements traités en coupes partielles (24% et 34% de la surface terrière récoltée) et des peuplements non coupés. L'efficacité du recouvrement des œufs de poule et de plasticine sur la survie des couvées a également été mesurée par cette méthode. Nous avons interprété les résultats selon trois définitions de la prédation : 1) la définition "*classique*" habituellement utilisée avec les nids artificiels (un nid prédaté contient au moins 1 œuf détruit, ou déplacé, ou disparu, ou mordu); 2) une définition qui exclut les petits mammifères incapables de consommer les œufs de Tétrás du Canada à cause de leur taille; 3) une définition nouvelle et plus réaliste qui tient compte des événements pouvant réellement affecter la survie des œufs. Les taux de prédation mesurés ne variaient pas significativement entre les peuplements traités et non traités ( $p > 0.9$ ), quelle que soit la définition de la prédation. Selon la définition classique, les petits mammifères étaient responsables de 80.2% des prédictions totales. Le recouvrement des œufs réduisait significativement le risque de prédation seulement lorsque la visibilité proche des nids était élevée ( $p < 0.01$ ). En excluant les petits mammifères, le recouvrement des nids réduisait le risque de prédation de 83%, les oiseaux, les carnivores et les écureuils détectant principalement les nids découverts ( $p < 0.001$ ). Avec la définition la plus réaliste, le taux de prédation des nids était très faible (0.07), soit 75% plus faible que selon la définition "*classique*". Toujours selon cette définition, malgré leur incapacité à ouvrir les œufs, les petits mammifères étaient responsables de 65.4% des prédictions totales, et bien que le recouvrement n'était pas significatif, les nids recouverts étaient deux fois moins prédatés que les nids découverts. Ces résultats suggèrent que l'éventualité du comportement de recouvrement des œufs devrait être prise en compte dans les études futures utilisant les nids artificiels et visant les espèces forestières nidifuges.

## TABLES DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ii
RÉSUMÉ .....	iii
LISTE DES FIGURES .....	vi
LISTE DES TABLEAUX .....	vii
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1

### CHAPITRE 1

#### LA FORÊT AMÉNAGÉE DU NORD DU QUÉBEC : UN HABITAT DE QUALITÉ POUR LE TÉTRAS DU CANADA ?

<i>Résumé</i> .....	5
<i>Introduction</i> .....	6
<i>Matériel et méthodes</i> .....	11
<i>Résultats</i> .....	14
<i>Discussion</i> .....	16
<i>Implications en aménagement</i> .....	19
<i>Remerciements</i> .....	20
<i>Liste des références</i> .....	21

### CHAPITRE 2

#### INFLUENCE DE LA COUPE PARTIELLE ET DU RECOUVREMENT DE LA PONTE SUR LE RISQUE DE PRÉDATION DES NIDS DU TÉTRAS DU CANADA

<i>Résumé</i> .....	32
<i>Introduction</i> .....	33
<i>Matériel et méthodes</i> .....	36
<i>Résultats</i> .....	41
<i>Discussion</i> .....	43
<i>Remerciements</i> .....	50
<i>Liste des références</i> .....	51

CONCLUSION GÉNÉRALE .....	66
RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION ET CONCLUSION GÉNÉRALES .....	69

## LISTE DES FIGURES

### CHAPITRE 1

- Figure 1 :** Répartition des mâles adultes (> 21 mois) et des jeunes nés l'été précédent ("yearlings"), déduite des mesures du diamètre du calamus de la plume primaire (PX), selon la méthode de Szuba et al. (1987) ..... 24
- Figure 2 :** Répartition des femelles adultes (> 21 mois) et des jeunes nés l'été précédent ("yearlings"), déduite des mesures du diamètre du calamus de la plume primaire (PX), selon la méthode de Szuba et al. (1987) ..... 25
- Figure 3 :** Répartition des contacts en fonction de la proportion de forêt résiduelle (7 m et plus de hauteur) contenue à l'intérieur des disques de 200 m de rayon centrés sur le point d'appel ..... 26
- Figure 4 :** Probabilités de présence du Tétrás du Canada sur les stations avec ou sans cours d'eau en fonction de la proportion de perturbations anthropiques présente à l'intérieur du disque de 200 m de rayon centré sur le point d'appel ..... 27
- Figure 5 :** Probabilités de présence du Tétrás du Canada en fonction du couvert latéral mesuré au point d'appel ..... 28
- Figure 6 :** Proportion observée des adultes (> 21 mois) et des jeunes nés l'été précédent ("yearlings") par classe de perturbations anthropiques à l'intérieur des disques de 200 m de rayon centré sur les points d'appel ..... 29

### CHAPITRE 2

- Figure 1 :** Répartition des nids artificiels au sein des deux secteurs d'étude .....58
- Figure 2 :** Installation des nids artificiels recouverts et découverts le long d'un transect....59
- Figure 3 :** Taux de "prédation classique" pour l'interaction significative ( $P < 0.01$ ) entre la visibilité et le recouvrement de la ponte des nids artificiels .....60
- Figure 4 :** Influence de la visibilité du nid en interaction avec le recouvrement des œufs sur le risque de "prédation classique" des nids artificiels de Tétrás du Canada, selon deux groupes de prédateurs, les petits rongeurs et les autres prédateurs (oiseaux, écureuil, ours, renard, lièvre) .....61
- Figure 5 :** Influence du recouvrement sur le risque de "prédation conséquente" de nids artificiels selon deux groupes de prédateurs, les petits rongeurs et les autres prédateurs (oiseaux; ours; écureuil; renard) .....62

## LISTE DES TABLEAUX

### CHAPITRE 1

<b>Tableau 1.</b>	Résultats des modèles de régressions logistiques expliquant le mieux les probabilités de présence des Tétràs du Canada .....	<b>30</b>
<b>Tableau 2.</b>	Moyennes et erreurs-standard de mesures biométriques individuelles (poids, bec, tarse) (n = 72), en fonction des trois classes de perturbations anthropiques à l'intérieur des disques de 200 m de rayon autour des stations.....	<b>31</b>

### CHAPITRE 2

<b>Tableau 1.</b>	Influence du traitement en coupe partielle et du groupement d'essences écologique sur trois variables locales de végétation .....	<b>63</b>
<b>Tableau 2.</b>	Taux de prédation mesurés sur les nids artificiels et variation spécifique des prédateurs selon les trois définitions de la prédation, " <i>classiques</i> ", " <i>excluant les petits rongeurs</i> " et " <i>conséquentes</i> " .....	<b>64</b>
<b>Tableau 3.</b>	Taux de prédation " <i>excluant les petits rongeurs</i> " pour l'interaction significative (P = 0.019) entre le traitement et le recouvrement de la ponte des nids artificiels .....	<b>65</b>



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

La coupe totale, ou sa variante actualisée en "coupe avec protection de la régénération et des sols" (CPRS) est la principale méthode de récolte du bois au Québec en forêt boréale. Appliqué à grande échelle, ce traitement modifie profondément le paysage forestier et les processus écologiques des écosystèmes. En réaction à ces effets éventuels, le Règlement sur les Normes d'Interventions dans le domaine de l'État ("RNI") prévoit une limitation maximale de la taille des coupes d'un seul tenant à 150 ha, et l'obligation de maintenir entre les coupes des corridors boisés d'une largeur variant de 60 à 150 m dépendamment de la superficie des coupes attenantes. Ces corridors boisés ou "forêts résiduelles" peuvent ensuite, selon la loi, être récoltés dès que la régénération adjacente a atteint 3 m de hauteur. Vue du ciel, la forêt boréale aménagée se présente donc comme une vaste agglomération de coupes totales cerclées de lignes forestières en sursis.

Parmi les effets négatifs de ce type de récolte, la perte d'habitats forestiers à grande échelle est certainement la plus évidente. La diminution ou la disparition des habitats "d'intérieur", au profit des habitats de lisière affecteraient négativement les espèces de fin de succession (Imbeau et al. 2001). Par ailleurs, le morcellement induit parfois une diminution de la connectivité entre les habitats forestiers résiduels, et nuirait aux espèces inféodées aux peuplements matures (Bender et al. 1998). Toutefois, selon Lautenshlager (1997) les coupes totales n'auraient qu'un effet négatif limité en Amérique du Nord, la plupart des espèces étant tolérantes aux perturbations. Les incendies de forêt historiquement fréquents étant une caractéristique propre au domaine de la pessière noire, les organismes se sont adaptés à ces forces environnementales sous lesquelles ils ont survécu et évolué au cours des millénaires (Bergeron et al. 1999).

En ce qui concerne le Tétràs du Canada (*Falci pennis canadensis*), espèce inféodée à la forêt boréale, si les parterres de coupe semblent désertés immédiatement après la récolte (Turcotte et al. 2000; Potvin et Bertrand 2004), peu d'études ont

mesuré l'impact à moyen terme de l'exploitation forestière sur cette espèce. De plus, si la perte d'habitat, la fragmentation, le morcellement et l'augmentation des effets de lisières nuisent aux espèces de fin de succession, l'ambiguïté écologique du Tétrás du Canada en ce qui a trait à ses exigences d'habitats s'ajoute à un manque de connaissances concernant son adaptation aux perturbations anthropiques (Girard 1999). Le Tétrás du Canada est-il vraiment une espèce de fin de succession, et est-il affecté par le morcellement des forêts ? Les paysages forestiers dominés par des coupes totales offrent-ils des habitats répondant aux exigences de l'espèce tout au long de son cycle de vie ? La proportion de forêt résiduelle épargnée dans un paysage aménagé influence-t-elle la qualité d'habitat du Tétrás du Canada ?

Les deux chapitres de ma thèse apportent des éléments de réponses à ces questions. Le premier chapitre a permis d'améliorer les connaissances concernant l'occupation par le Tétrás du Canada d'un paysage forestier aménagé, et de définir des critères de qualité d'habitat au sein d'une matrice fragmentée par les coupes totales. L'approche privilégiée ici est multiple puisqu'elle utilise 1) les données de paysage contenues dans les cartes écoforestières, 2) les données locales d'habitat prélevées sur le terrain et 3) les données individuelles issues des mesures effectuées sur les tétras capturés. Cette étude apporte des connaissances nouvelles puisqu'elle est la première à notre connaissance à caractériser aussi finement l'habitat du Tétrás du Canada dans un paysage forestier aménagé de la pessière noire à mousse de l'Ouest du Québec.

Si la coupe totale est largement pratiquée dans la forêt boréale, d'autres méthodes de récolte sont mises à l'essai par les compagnies forestières, afin de diversifier les modes de traitements dans le paysage et leurs effets sur l'écosystème forestier. De plus au Québec, l'aménagement écosystémique tente de s'inspirer des perturbations naturelles pour définir les traitements de récolte. Or, si le feu est bien le principal agent de la dynamique naturelle de la forêt boréale résineuse, une proportion importante est souvent épargnée par cette perturbation, maintenant par conséquent des peuplements matures à l'échelle du paysage. L'application massive de la coupe

totale élimine du paysage cette proportion de forêt mature, à moins de soustraire à la récolte des massifs non perturbés artificiellement (Potvin et Bertrand 2004, Perron 2004). Dans ce contexte, la coupe partielle a été proposée comme un moyen de récolter du bois, tout en produisant des peuplements dont la structure s'apparente à celle des peuplements anciens (Bergeron et al. 1999).

Quelques études ont traité de l'impact des coupes partielles sur les oiseaux (Annand et Thompson 1997, Virkkala 1987). D'après Sullivan et al. (2001) ces techniques de récolte semblent permettre sous certaines conditions le maintien d'espèces inféodées aux forêts matures. Au Labrador, selon Simon et al. (2000) la diminution des espèces d'oiseaux forestiers dépendait du volume ligneux prélevé en coupe partielle et l'éclaircissement du peuplement favorisait les espèces de début de succession. Pour Steventon et al. (1998) en Colombie Britannique, la coupe partielle à 30% n'entraînait pas de différence significative dans l'abondance des oiseaux par rapport aux peuplements non perturbés. En ce qui concerne le Tétrás du Canada, aucune étude à notre connaissance n'a tenté d'estimer la qualité d'habitat produite par les traitements en coupe partielle. En théorie, le maintien partiel de la strate arborescente pourrait fournir au Tétrás du Canada un couvert de protection relatif ainsi que la ressource alimentaire dont il dépend. En revanche, l'ouverture des peuplements pourrait augmenter la visibilité en même temps que la vulnérabilité du Tétrás du Canada, notamment en période de nidification si les nids sont plus accessibles ou plus visibles, et soumis à une pression plus forte des prédateurs éventuels. Toutefois, les conséquences de la coupe partielle sur la vulnérabilité du Tétrás du Canada face à la prédation n'ont fait l'objet d'aucune recherche à notre connaissance. Ce n'est que plus généralement en s'intéressant aux oiseaux forestiers que Steventon et al. (1999) ont étudié en Colombie Britannique l'effet des coupes partielles sur le succès de la nidification. Dans leur cas, les différentes récoltes partielles (30 et 60%) n'affectaient pas la survie des nids artificiels placés au sol.

A travers le second chapitre, nous avons tenté de mesurer l'influence des coupes partielles sur la nidification du Tétrás du Canada, en utilisant des nids reproduits

expérimentalement dans des habitats fréquentés par l'espèce. L'usage des nids artificiels est très controversé, et le débat actuel repose principalement sur le fait que cette technique indirecte ne permet pas de reproduire les conditions naturelles de la nidification. L'intérêt de la présente étude est aussi méthodologique, puisque dans ce contexte de controverses, notre approche a tenu compte des limites reconnues de la méthode en choisissant précisément une période où les conditions naturelles sont reproductibles de façon plus rigoureuse. En effet, la femelle Tétrás du Canada abandonne temporairement son nid entre le premier et le dernier œuf pondu, laissant son nid sans surveillance la majorité du temps tout au long de la période de ponte (McCourt et al. 1973). Pendant cette période précise, parce que l'incubation n'a pas commencé, les biais éventuels liés à la défense, au camouflage du nid, ou à l'effet attractif d'un adulte sur le nid sont limités. Plus tard, en période d'élevage, la présence de poussins bruyants, les allées et venues d'adultes nourrissant sont des facteurs impossibles à reproduire artificiellement. Au contraire, la période de ponte est plus simplement reproductible, et les similitudes entre conditions naturelles et expérimentales permettent de réduire les biais méthodologiques.

Le premier objectif de cette étude était de mesurer l'influence des coupes partielles sur le risque de prédation des nids de Tétrás du Canada en période de ponte, alors que la femelle est temporairement absente du nid, et de vérifier l'hypothèse selon laquelle l'ouverture artificielle du peuplement induit une augmentation de la vulnérabilité de la ponte. Le second objectif visait à vérifier que le comportement de recouvrement des œufs décrit par McCourt et al. (1973) pouvait avoir un effet positif sur la dissimulation de la ponte, et réduire le risque de prédation des œufs laissés sans surveillance. Le risque de prédation induit par la coupe partielle, la période critique durant laquelle la femelle abandonne temporairement son nid avant d'incuber et le comportement de recouvrement des œufs sont à notre connaissance tous trois pris en compte pour la première fois chez un gallinacé.

## LA FORÊT AMÉNAGÉE DU NORD DU QUÉBEC : UN HABITAT DE QUALITÉ POUR LE TÉTRAS DU CANADA ?

Delphin Ruché<sup>1</sup>, Louis Imbeau<sup>1</sup>, Jean Ferron<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445, boul. de l'Université, J9X 5E4, Rouyn-Noranda (Canada) ;

<sup>2</sup> Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, G5L 3A1, Rimouski (Canada).

### RÉSUMÉ

Dans cette étude, nous avons évalué la qualité des forêts résiduelles de la forêt boréale résineuse, en tant qu'habitat pour le Tétrás du Canada (*Falci pennis canadensis*). Au cours des printemps 2003 et 2004, 432 points d'appel indépendants ont été effectués, permettant de contacter 323 tétras dont 110 ont été capturés afin de leur associer des attributs individuels (âge, poids, longueur du tarse et du bec). La qualité d'habitat a été estimée à partir (1) de la présence observée des individus sur les points d'appel (2) des attributs individuels (3) de la composition du paysage à l'intérieur de disques de 200 et 500 m de rayon centrés sur le point d'appel et (4) de mesures locales d'habitat. Dans les disques de 500 m, la composition du paysage n'a influencé ni la probabilité de présence, ni les attributs des individus ayant répondu à l'appel. Dans les disques de 200 m, la proportion de perturbations anthropiques a eu une influence négative sur la présence des tétras, tandis que cette dernière n'a pas été influencée par la proportion de forêts résiduelles hautes de 7 m et plus. La présence d'un cours d'eau à moins de 100 m de la station et un couvert latéral local plus dense ont augmenté les chances de présence d'un individu sur une station. Parmi les oiseaux capturés au point d'appel, la proportion d'adultes était la plus faible lorsque la proportion des perturbations anthropiques était plus forte à l'intérieur du disque. Parmi les mesures pouvant améliorer l'habitat du Tétrás du Canada, la préservation des peuplements forestiers abritant un cours d'eau et la réduction des surfaces de coupes qui leur sont adjacentes pourraient être efficaces. Ces recommandations s'appliqueraient particulièrement dans le cas des séparateurs de coupes, souvent étroits, sensibles aux chablis et qui sont récoltés avant que les peuplements récoltés adjacents ne soient redevenus favorables au Tétrás du Canada.

Mots clefs : Tétrás du Canada, qualité d'habitat, CPRS, séparateurs de coupes, perturbations anthropiques, perte d'habitat, morcellement, fragmentation.

## INTRODUCTION

Il semble que le Tétrás du Canada (*Falci pennis canadensis*) est une espèce grandement affectée par les modifications de son habitat (Potvin et al. 2001). Dans la partie méridionale de son aire de répartition, le remplacement progressif des résineux par les essences feuillues favorisées par les aménagements forestiers, a provoqué le retrait de cette espèce vers le Nord (Boag et Schroeder 1992). Néanmoins, dans la pessière noire à mousses peu d'études se sont attardées à mesurer l'impact de l'exploitation forestière sur le tétras (Turcotte et al. 2000). La coupe à blanc, qui est la méthode de récolte la plus utilisée en forêt boréale au Québec, a fait l'objet de rares publications au Québec (Potvin et al. 2001), tandis que Bélanger (2000) a étudié l'impact de l'éclaircie précommerciale sur le Tétrás du Canada en Gaspésie.

Pour les espèces associées aux forêts matures, les méthodes actuelles de récoltes à courtes rotations engendrent une perte d'habitat et une fragmentation considérable de l'écosystème forestier, en réduisant les surfaces boisées d'un seul tenant, et en diminuant leur connectivité. À l'avis sans équivoque de Noss (1991 in Wiens (1994)) selon lequel la fragmentation est "la plus grande menace pour la diversité biologique", d'autres auteurs apportent des nuances en précisant que la fragmentation et la perte d'habitat qui lui est associée affectent négativement les espèces de fin de succession (Imbeau et al. 2001), et les espèces d'intérieur (Whitcomb et al. 1976; Freemark et Merriam 1986) car elle implique la création d'une plus grande proportion d'habitats de lisière.

Mais le Tétrás du Canada peut-il être considéré comme une espèce de fin de succession et par conséquent être affectée par la fragmentation de son habitat ? Plusieurs auteurs soulignant l'importance d'une strate arbustive dense pour le tétras (Robinson 1969; Boag et Schroeder 1992; Lemay et al. 1998; Turcotte et al. 2000) ont conclu que cette espèce ne peut être classée strictement comme une espèce "climacique", et qu'elle se rencontre souvent dans des portions plus jeunes de la pessière (moins de 50 ans). Par ailleurs, Bender et al. (1998) affirment que l'effet de la fragmentation est fort pour les espèces d'intérieur et de bordure (respectivement négativement et positivement), mais négligeable pour les espèces généralistes.

En fait, les exigences du Tétrás du Canada semblent varier au cours de son cycle de vie, mais également au cours de l'année, et selon les sexes, ce qui explique la difficulté à le considérer comme lié strictement aux habitats forestiers matures et âgés. Ainsi selon Bélanger (2000), le domaine vital d'un individu nécessite une hétérogénéité de peuplements qui correspondent aux besoins de l'espèce. Par exemple, les peuplements denses sont recherchés en été par les mâles, lorsque la mue les rend plus vulnérables aux prédateurs (Ellison 1973; Lemay et al. 1998; Turcotte et al. 2000), tandis qu'ils préféreraient des peuplements anciens avec un sous-bois clair lors des parades (Allan 1985). Ou encore, pendant l'élevage des jeunes, les femelles rechercheraient les peuplements clairs qui fournissent une nourriture protéique aux poussins, et facilitent leurs déplacements terrestres (Allan 1985; Lemay et al. 1998; Bélanger 2000).

Au delà de la classification simple (espèces d'intérieur, de bordure et généralistes) généralement employée dans les travaux sur la fragmentation et ses effets sur la faune, il semble que les espèces inféodées à la forêt boréale, comme c'est le cas du Tétrás du Canada, répondent à d'autres caractéristiques. En Amérique du Nord, Lautenschlager (1997) considère que les coupes à blanc massives ne sont pas responsables des extinctions d'espèces car la plupart sont tolérantes aux perturbations. Plus précisément, les oiseaux nichant en forêt boréale où historiquement les perturbations naturelles sont fréquentes à petite et grande échelle, seraient davantage résistants aux perturbations d'origine anthropique, telles que celles causées par l'exploitation forestière (Schmiegelow et al. 1997; Drapeau et al. 2000).

### **Les coupes à blanc**

Les quelques rares études examinant l'impact des coupes à blanc sur les populations de Tétrás du Canada (Potvin et al. 1999; Turcotte, Courtois et al. 2000; Potvin et al. 2001) montrent que cette espèce est affectée négativement par ce type de récolte. Les parterres de coupes sont désertés immédiatement après la coupe, d'une part car le nouvel habitat ne fournit plus la ressource alimentaire (aiguilles de résineux) dont le tétras dépend, et d'autre part parce que le couvert de protection n'est plus suffisant, que ce soit pour les oiseaux eux-mêmes (Ellison 1973; Allan 1985; Turcotte et al. 2000) ou encore pour le camouflage du nid (Keppie et Herzog 1978; Redmond et al. 1982; Lemay et al. 1998). De plus, la destruction de son habitat sur de grandes superficies forcerait le tétras à augmenter ses déplacements et à

multiplier ses périodes d'activité au détriment des périodes de repos, ce qui aurait pour conséquence d'augmenter la mortalité, et susciterait également une multiplication des comportements d'alerte traduisant un stress (Turcotte et al. 2000). Néanmoins, le Tétrás du Canada montre un grand attachement à son domaine vital (Herzog 1978) malgré l'altération que celui-ci a pu subir, ce qui a pour effet de ralentir la désertion (Wiens 1994; Turcotte et al. 2000). Comme l'a montré Ellison (1975) en Alaska à la suite d'un incendie sévère, ce comportement de fidélité peut même se traduire par une occupation du site détruit ce qui, dans un habitat ouvert, réduit drastiquement les chances de survie en augmentant le risque de prédation.

### **Les forêts résiduelles**

Suite à la destruction de son habitat, l'attachement du Tétrás du Canada à son site pourrait le pousser à se réfugier dans les forêts résiduelles avoisinantes, comme ce fut documenté dans le cas d'autres espèces d'oiseaux forestiers (Fritz 1979; Wiens 1994; Darveau et al. 1995; Potvin et al. 1999; Potvin et al. 2001). Cet "effet d'entassement" (*Crowding effect*) a été décrit par de nombreux auteurs dans des circonstances plus générales (Van Horne 1983; Pulliam 1988; Vickery et al. 1992). En zone tropicale, Bierregaard et al. (1992) signalent que beaucoup d'espèces philopatriques répondent à une perte d'habitat en se réfugiant immédiatement dans les fragments résiduels, augmentant ainsi temporairement la richesse et les densités au sein de ces fragments.

Au Québec, les séparateurs de coupe prévus par le Règlement sur les Normes d'Intervention en milieu forestier (RNI), pourraient jouer ce rôle de "refuge" auprès des populations dont l'habitat a été détruit lors d'une CPRS. Pour cette raison, la densité d'individus observée au sein des séparateurs de coupe ne serait pas un indicateur pertinent de qualité d'habitat, et parfois même selon Bender et al. (1998) cette densité augmente en même temps que la fragmentation dans un paysage forestier. Particulièrement chez les espèces territoriales comme c'est probablement le cas du Tétrás du Canada, les densités élevées en période de reproduction ne s'observeraient pas dans les habitats de bonne qualité offrant la meilleure survie, tout simplement parce que ces derniers sont défendus par des adultes reproducteurs.



Dans une étude conduite au Québec, Darveau et al. (1995) ont montré que les populations d'oiseaux chanteurs ont augmenté dans les séparateurs humides un an après la coupe à blanc adjacente, avant de diminuer fortement l'année suivante, mettant ainsi en évidence un effet d'entassement dans les forêts résiduelles, et l'absence de lien entre la densité animale et la qualité d'habitat pour un groupe donné d'espèces. Le temps d'atténuation de cet effet d'une année mentionné dans cette étude peut toutefois varier selon les espèces, en fonction de leur espérance de vie moyenne mais aussi de leur caractère migrateur ou sédentaire. Ainsi, pour le Tétrás du Canada, Potvin et al. (1999) signalent la présence d'individus dans les bandes résiduelles encore deux ans après la coupe, et Potvin et al. (2001) une diminution importante de la densité seulement un an après la coupe. De son côté, Fritz (1979) estime que sur son aire d'étude, les femelles tétras ont un délai d'extinction variant en fonction de la capacité de support de l'îlot forestier : des délais d'extinction de 2.1, 3.8 et 5.8 années correspondent respectivement à des capacités de support de 1, 2 et 3 femelles. Encore selon cet auteur, l'importante proportion de petites forêts inoccupées serait la conséquence du court temps d'extinction provoqué par la faible capacité de support de ces habitats isolés, à quoi s'ajoutent l'isolement de ces forêts et la faible immigration qui les caractérise. Si l'on assimile la capacité de support à la qualité d'habitat, on peut penser avec Van Horne (1983) que ces deux facteurs influencent grandement l'effectif minimum viable d'une population contrainte à utiliser des forêts résiduelles ; cet effectif minimum diminuant en même temps que la capacité de support. De plus, les populations restreintes à un habitat de moins bonne qualité sont susceptibles de présenter des fluctuations plus accentuées et donc d'atteindre plus facilement l'effectif minimum viable conduisant à la disparition. Toutefois, ces scénarios ne tiennent pas compte de l'immigration d'individus provenant de zones plus favorables et pouvant retarder l'extinction. En effet, même une forêt résiduelle caractérisée par un taux élevé d'extinction pourrait être occupée de façon régulière si une source est proche, et que l'immigration est plus importante que la mortalité (Van Horne 1983). Surtout, selon Fahrig (1994) la qualité d'un résidu forestier ne dépend pas seulement de sa capacité à être utilisé comme corridor de déplacement permettant à l'immigration de compenser la mortalité, mais il doit aussi permettre la reproduction.

Dans ce contexte, quelle qualité peut-on attribuer aux séparateurs de coupe au Québec, en tant qu'habitat du Tétrás du Canada ? Très peu d'études ont permis d'évaluer le rôle de ces

bandes résiduelles pour cette espèce. L'étude de Potvin et al. (2001) visait à vérifier si les diverses structures forestières laissées après la coupe sont fréquentées par le tétras pour le déplacement et la reproduction. Une des principales conclusions de cette étude est que l'abondance et la survie varient peu selon le type de structure résiduelle, bien que les séparateurs plus larges aient de plus fortes probabilités de présence de tétras que les séparateurs plus étroits. Toutefois, ces résultats sont à relativiser en raison des limites de l'étude : celle-ci ayant été menée seulement cinq ans après les coupes à blanc, la nature philopatrique du tétras peut causer un effet d'entassement des individus dans les forêts résiduelles, ce qui pourrait introduire un biais important dans une telle étude à court terme. De plus, le faible nombre de réplicats, en particulier pour les blocs équivalents ( $n = 5$ ) permet difficilement de généraliser à grande échelle les résultats avancés. Mais surtout, la pertinence de l'interprétation des données présenterait peut-être une limite, dans la comparaison des résultats : en effet l'espace de forêt couvert depuis une station d'appel est plus important dans un séparateur large que dans un séparateur étroit, ce qui rend inadéquate la comparaison des stations entre elles sans contrôler cet effet de disponibilité d'habitat. À notre connaissance, la seule autre étude publiée existant au Québec a été menée par Turcotte et al. (2000) et met en évidence une diminution du nombre d'oisillons due à la prédation des femelles avec couvées, et l'absence de couvée de remplacement dans les résidus forestiers l'année suivant la coupe.

### **La qualité des individus, dépendante de la qualité des habitats**

Chez le Tétras du Canada, la densité d'individus recensés au sein d'un espace forestier n'est donc pas une indication exclusive de la qualité d'habitat. Comme le suggère Fahrig (1994), la qualité d'une forêt résiduelle ne dépend pas seulement de sa capacité à maintenir une population, mais elle doit aussi permettre la reproduction. Aussi dans notre cas, parmi les individus recensés sur un site donné, la distinction entre adultes et jeunes pourrait apporter un indice supplémentaire quant à la qualité d'habitat, sachant que les adultes ( $> 21$  mois) participent majoritairement à la reproduction, et qu'ils sont davantage territoriaux (Szuba et Bendell 1988). Selon cette hypothèse, un habitat de qualité ne serait pas seulement celui qui abrite une densité élevée d'individus, mais celui en plus dont la population est principalement constituée d'individus reproducteurs capables de défendre les meilleurs territoires, en excluant les jeunes oiseaux peu actifs dans la reproduction. Plus généralement, le lien que

nous proposons d'établir ici revient à déduire un indice de qualité d'habitat à partir de la qualité des individus occupant cet habitat, celle-ci étant évaluée à partir de l'âge des oiseaux et de certaines mesures biométriques (longueur du bec et du tarse, poids).

L'objectif de cette étude est d'évaluer la qualité des forêts résiduelles dans la pessière noire à mousses de l'Ouest du Québec, en tant qu'habitat pour le Tétrás du Canada. Nous avons évalué la qualité des habitats en analysant la probabilité de présence observée des individus en fonction des superficies forestières potentiellement utilisables par le Tétrás du Canada. Cette approche est nouvelle puisque les études antérieures utilisaient les stations d'appel comme élément de comparaison, sans tenir compte de la disponibilité d'habitat autour des points d'appel. Enfin, nous avons affiné notre évaluation de qualité d'habitats en analysant individuellement les oiseaux capturés, et en vérifiant l'hypothèse selon laquelle les meilleurs habitats abritent les individus en meilleure conditions physique, en plus des individus les plus actifs dans la reproduction.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons conduit cette étude du 25 avril au 19 mai 2003, et du 18 avril au 26 mai 2004 dans la pessière noire à mousses de l'Ouest du Québec (Canada), dans un secteur délimité au Nord par Waswanipi (49.80 °N, 75.84°W) et Chapais au Sud (49.78 °N, 74.84°W). L'aire d'étude se situait dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses, caractérisée par une saison de croissance de quatre à cinq mois, des températures moyennes annuelles variant de 0° à -2.5°C, des précipitations annuelles d'environ 1000 mm et un climat subpolaire continental (Bergeron et al. 1998). La strate arborescente était dominée par l'épinette noire (*Picea mariana*), accompagnée du pin gris (*Pinus banksiana*), du sapin baumier (*Abies balsamea*) et du bouleau à papier (*Betula papyrifera*).

Afin de mesurer l'influence de la superficie de forêt résiduelle sur la présence et la qualité des individus, les appels ont été positionnés aléatoirement selon un gradient croissant de superficie forestière, schématiquement représenté par les séparateurs de coupe (n=230), les blocs d'une trentaine d'hectares répartis en mosaïque (n=173), et les massifs forestiers d'un seul tenant (n=29). A chaque station, des mesures directes de la végétation ont été effectuées.

La surface terrière et le nombre de tiges à l'hectare ont été estimés à l'aide d'un prisme de facteur 2 en mesurant le diamètre à hauteur de poitrine (DHP). Le couvert latéral a été mesuré à la station depuis une distance de 15 mètres au Nord et au Sud, par la technique de la planche à profil (Nudds 1977). Celle-ci permet de mesurer l'obstruction visuelle horizontale à des hauteurs définies (0 à 50, 50 à 100, 100 à 150 et 150 à 200 cm de hauteur) à 15 mètres de la station d'étude (Ferron et al. 1996). Cette obstruction est estimée par l'observateur présent sur la station, par proportion d'obstruction visuelle (0 à 20%, 20 à 40%, 40 à 60%, 60 à 80%, 80% et plus). Le couvert vertical a été évalué tous les 3 mètres le long d'un transect rectiligne de 15 mètres partant de la station et en direction du Nord et sur un nouveau transect de 15 mètres partant de la station en direction du Sud. L'ouverture a été notée de façon binaire (ouvert, fermé). Une mesure "double" du couvert vertical est effectuée tous les 3 mètres, un mètre à gauche puis un mètre à droite du transect, cela pour éviter que les mesures soient influencées par la sinuosité de l'axe qu'impose parfois la végétation au marcheur. Chaque mesure double du couvert comprend une mesure de la strate basse (1.5 à 4m de haut) et une mesure de la strate haute (4m et plus). Cette méthode améliorée s'inspire de travaux antérieurs de Mueller-Dombois et Ellenberg (1974). En laboratoire, la superficie forestière et les caractéristiques des peuplements autour du point d'appel ont été analysées à l'intérieur de deux disques de 200 et 500 m de rayon, avec ArcView3.2 et ArcView8.3 (ESRI). La superficie du disque le plus petit s'inspire d'un domaine vital moyen, variant selon de nombreux facteurs de 9.8 ha (Ellison 1973) à 24 ha (Boag et Schroeder 1992), qui correspondent respectivement à des disques de 170 et 276 m de rayon. Le disque de 500 m de rayon a été défini pour apporter une information à l'échelle du paysage et mesurer son influence sur le tétras. Les variables prises en compte dans l'analyse géomatique ont été obtenues grâce aux informations contenues dans les cartes écoforestières du gouvernement du Québec (MRNFP, inventaires du troisième décennal) et concernent les superficies en hectare de 1) forêt dont la hauteur est supérieure ou égale à 7 m de hauteur, 2) perturbations anthropiques (coupes totales, coupes avec protection de la régénération, plantations récentes), 3) perturbations naturelles (chablis, feux, épidémies), 4) dénudés humides, 5) eau, 6) aulnaies. La présence d'un cours d'eau à moins de 100 m d'une station a également été notée.

La présence de tétras dans les forêts résiduelles a été déterminée à partir de 432 appels effectués au sein d'un paysage forestier exploité depuis plus de 6 ans, et distants d'au moins 1

km. À chaque station, le cri de la femelle était diffusé pendant 15 minutes. Ces appels étaient faits le matin, depuis le lever du jour (4:50) et tant que les conditions restaient favorables aux activités de parade des mâles, ces dernières étant influencées par les conditions météorologiques, la température et l'avancement de la matinée (jusqu'à 10:30). Les individus répondant à l'appel ont été capturés à l'aide d'un collet fixé à l'extrémité d'une perche télescopique de 5 m de long, puis relâchés. Dans le but d'identifier les individus potentiellement les plus actifs dans la reproduction, les jeunes d'un an ("yearlings") et les adultes reproducteurs (>21 mois) étaient distingués à l'aide d'une mesure de plume (PX) selon la méthode de Szuba et al. (1987). En plus de cette détermination de l'âge, les individus capturés en 2004 ont fait l'objet d'autres mesures dans le but de déterminer leur forme physique et leur implication dans la reproduction. Les oiseaux ont été pesés, la masse corporelle étant une des mesures de condition utilisée chez les galliformes (e.g. Szuba et Bendell 1984) et la longueur du tarse et du bec a été mesurée.

### **Analyses statistiques**

Pour identifier les variables expliquant la probabilité de présence du Tétrás du Canada sur nos stations, nous avons utilisé la régression logistique, en entrant de façon séquentielle les différentes variables en commençant par celle qui était la plus significative ("forward stepwise"). Les paramètres d'entrée et de sortie des variables du modèle étaient l'atteinte des seuils statistiques 0.05 et 0.10, respectivement. Les modèles multiples ont été réalisés de façon hiérarchique, en débutant par un modèle nul où seule la superficie de forêt échantillonnée (forêt résineuse de plus de 7 m de hauteur dans le disque d'appel de 200 m) est prise en compte, suivie d'un modèle où seules les caractéristiques locales d'habitat sont évaluées, pour terminer avec les variables caractérisant les disques de 200 et 500 m à l'échelle du paysage. De plus, afin de déceler des tendances non-linéaires, les superficies de forêts de plus de 7 m ainsi que celles correspondant aux perturbations anthropiques ont été portées au carré afin d'être utilisées comme variables explicatives. La proportion d'adultes a été comparée à l'aide d'un test de khi-carré en tenant compte de trois catégories de couvert forestier : stations où la proportion de perturbations anthropiques était faible (0 à 33 % du disque de 200m de rayon), modérée (33 à 66 %), et forte (66 à 99.5 %). Le but de cette

catégorisation était de vérifier l'existence éventuelle d'une relation négative entre la proportion de coupes dans le paysage et la proportion d'adultes, s'inspirant de l'hypothèse selon laquelle les habitats de meilleure qualité sont occupés majoritairement par des tétras adultes, plus actifs dans la reproduction et plus territoriaux que les jeunes mâles d'un an ("yearlings"). Les valeurs de poids, de longueur de tarse et de longueur de bec ont été comparées à l'aide d'ANOVA entre les trois mêmes intensités de perturbation. Les tests statistiques ont été conduits en utilisant le logiciel SPSS 12.0.

## RÉSULTATS

Au cours des deux printemps 2003 et 2004, 432 stations d'appel ont été couvertes révélant un taux de réponse par station de 34.3%, tandis que 323 oiseaux ont été contactés visuellement. Parmi ces contacts, 110 ont été capturés, les mâles et les femelles représentant respectivement 71.0 % et 32.0 % des captures. La détermination de l'âge à partir des mesures de plumes ont montré que 80.8 % des 78 mâles capturés étaient des adultes, les 19.2 % restants étant des jeunes nés l'été précédent ("yearlings") (figure 1). Chez les 32 femelles capturées, 65.6 % étaient des adultes (> 21mois), 25.0 % étaient des jeunes de moins de 11 mois, tandis que trois individus n'ont pu être âgés en raison de l'imprécision de la méthode (figure 2).

À l'intérieur des disques de 200 m de rayon, la proportion de forêt résiduelle n'influençait pas la probabilité de présence des individus ( $\chi^2 = 0.028$  ; dl = 1 ; P = 0.866), les réponses aux appels étant réparties de façon homogène au sein de l'aire d'étude (figure 3). En revanche, l'augmentation de la proportion des perturbations anthropiques (valeurs portées au carré) influençait négativement la probabilité de présence du Tétrás du Canada ( $\chi^2 = 8.74$ ; dl = 1; P = 0.003), tandis que la présence d'un cours d'eau à moins de 100 m de la station d'appel augmentait les chances de présence ( $\chi^2 = 51.02$ ; dl = 1 ; P < 0.0001 ; figure 4). En se basant sur le test de Hosmer et Lemeshow, l'ajustement de ce modèle était toutefois tout juste satisfaisant ( $\chi^2 = 14.901$  ; dl = 8 ; P = 0.061). En tenant compte uniquement des stations proches d'un cours d'eau, la probabilité de présence tendait à chuter rapidement à mesure que la proportion de perturbations anthropiques augmentait (figure 4), tandis que pour les stations "sèches" (éloignées d'un cours d'eau d'au moins 100 m) la relation apparaissait beaucoup

plus faiblement. À une échelle plus large, soit à l'intérieur des disques de 500m de rayon, aucune variable n'influçait d'après le modèle la probabilité de présence des Tétrás du Canada.

Parmi les mesures locales d'habitat, seules les valeurs mesurées pour estimer le couvert latéral influençaient la présence de tétras sur l'aire d'étude ( $\chi^2 = 10.094$  ;  $dl = 1$  ;  $P = 0.001$  ; figure 5), en favorisant la présence d'individus lorsqu'il était élevé. Par ailleurs, les stations à moins de 100 m d'un cours d'eau présentaient des mesures de couvert vertical en strate basse (1.5 à 4 m;  $n = 199$ ;  $x = 0.47$ ;  $ES = 0.01$ ) significativement plus élevées comparativement aux stations "sèches" ( $n = 233$ ;  $x = 0.39$ ;  $ES = 0.01$ ) (test de  $t$  ;  $P < 0.001$ ), tandis que les valeurs estimant le couvert latéral ne variaient pas entre ces deux types de stations (stations à moins de 100 m d'un cours d'eau:  $n = 199$ ;  $x = 16.17$ ;  $ES = 0.87$  ; stations à plus de 100 m d'un cours d'eau :  $n = 233$ ;  $x = 15.26$ ;  $ES = 0.70$ ) (test de  $t$  ;  $P = 0.42$ ).

Quatre modèles statistiques ont été proposés, dont le but est d'expliquer l'influence des variables mesurées sur la présence d'individus aux stations d'appel en tenant compte de façon hiérarchique des différentes échelles spatiales (tableau 1). Le modèle 3 tenant compte des variables d'habitat local (couvert latéral) et de paysage (proportion de perturbations anthropiques dans les disques de 200m de rayon ; présence d'un cours d'eau à moins de 100m de la station d'appel), expliquait le mieux la probabilité de présence des tétras sur l'aire d'étude. En effet, l'ajout des variables à l'échelle du paysage améliore de façon significative un modèle qui ne tiendrait compte que des variables locales (Tableau 1).

Enfin, les analyses individuelles ont révélé une influence significative de la proportion de perturbations anthropiques à l'intérieur des disques de 200m de rayon, sur la probabilité de présence des tétras adultes (figure 6). En effet, aux stations où des oiseaux ont été capturés, la proportion d'adultes était la plus élevée aux stations où la proportion de perturbations anthropiques était modérée (33 à 66 % du disque de 200m de rayon), moyenne aux stations où cette proportion de perturbations était faible (0 à 33 %) et la plus faible aux stations où la proportion de ces perturbations était forte (66 à 99.5 %) ( $M^2 = 8.049$  ;  $dl = 1$  ;  $P = 0.005$ , figure 6). En revanche, la présence d'un cours d'eau à moins de 100m de la station d'appel n'influçait pas significativement la probabilité de présence de tétras adultes ( $\chi^2 = 0.094$  ;  $dl = 1$  ;  $P = 0.759$ ). De plus, aucune variable locale ou de paysage n'a influencé significativement les mesures biométriques individuelles. Ni le poids ( $F = 1.678$   $dl = 2$ ,  $P =$

0,194), ni la longueur du tarse ( $F = 1.098$ ,  $dl = 2$ ,  $P = 0,339$ ), ni la longueur du bec ( $F = 1.044$ ,  $dl = 2$ ,  $P = 0,358$ ) n'étaient corrélés à la proportion de perturbations anthropiques à l'intérieur des disques de 200 m de rayon (tableau 2).

## DISCUSSION

Bien que la méthode des points d'appel produise des densités observées de Tétràs du Canada et par conséquent des probabilités de présence par type d'habitat, elle ne peut être considérée comme une mesure stricte de qualité d'habitat. En effet, l'erratisme saisonnier propre à l'espèce et les comportements territoriaux en période nuptiale induisent des incertitudes quant à une éventuelle relation entre la densité des individus observés et la qualité d'habitat du Tétràs du Canada, notamment en restreignant les observations à la période nuptiale seulement. Même si un tel dénombrement ne représente pas une mesure stricte de qualité d'habitat, il apporte néanmoins des informations sur sa capacité à accueillir des individus, et d'une façon d'autant plus pertinente dans la présente étude qu'elle s'affranchit de l'effet d'entassement, en choisissant d'inventorier des habitats résiduels éloignés de coupes de moins de six ans. De ce fait, les individus recensés n'étant pas des individus refoulés des coupes vers les peuplements résiduels, les densités observées sont davantage en mesure d'informer sur la capacité de support de ces peuplements, et par extension sur leur qualité en tant qu'habitat pour le Tétràs du Canada.

Dans ce contexte, les résultats observés confirment dans un premier temps ceux de Potvin et al. (2001) concernant les densités de tétras par types de structures résiduelles, alors que ces auteurs ne s'étaient pas totalement affranchis d'un éventuel effet de refoulement, et qu'ils n'avaient pas pris en compte la disponibilité d'habitat autour des points d'appel. En effet dans notre étude, l'absence de relation entre la probabilité de présence de Tétràs du Canada et la proportion de forêt résiduelle autour du point d'appel (figure 3) indique que la surface de forêt supérieure à 7 m de haut ne serait pas le facteur exclusif déterminant la présence de cette espèce au sein d'une matrice de coupes totales. En réalité, la disponibilité d'habitat pourrait ne pas dépendre uniquement des forêts dont la hauteur est supérieure à 7 m. D'autres peuplements pourraient être utilisés par le Tétràs du Canada tels que les tourbières ouvertes ou les chablis totaux, qui sont improductifs du point de vue de la foresterie et ne sont pas pris



en compte dans la cartographie des forêts de 7 m et plus de haut, mais qui pourraient jouer un rôle important dans le maintien des populations de tétras au sein d'un paysage exploité (Lemay, 1989). Bien que ces peuplements dits improductifs n'expliquaient pas significativement la présence des tétras, ceux-ci pourraient toutefois en association avec les peuplements résiduels dits productifs (> 7 m de haut) influencer les tétras dans leur occupation de l'espace. L'importance de ces milieux qui à priori ne présenteraient des critères optimums de qualité d'habitat et leur utilisation par le Tétrás du Canada resterait alors à préciser.

Selon Potvin et al. (2001) les densités de Tétrás du Canada seraient similaires entre les différentes structures résiduelles (séparateurs de coupes, blocs résiduels, massifs forestiers), ce que nos résultats suggèrent en premier lieu puisque la proportion de forêt résiduelle n'influait pas la probabilité de présence des tétras (Figure 3). Mais l'analyse plus approfondie de l'habitat à l'échelle du paysage indique qu'une forte proportion de perturbations anthropiques induirait en fait une faible baisse significative de la probabilité de présence du Tétrás du Canada (figure 4). Ceci confirmerait que la forêt de 7 m et plus ne forme pas la totalité des milieux utilisés par le Tétrás du Canada, mais suggère aussi que cette espèce est affectée par la perte d'habitat induite par les perturbations anthropiques.

Plus localement, les probabilités de présence plus élevées dans les peuplements avec un cours d'eau semblent contredire en partie les résultats de Potvin et al. (2001) qui avaient relevé des densités similaires entre les séparateurs humides ( $n=12$ ) et secs ( $n=20$ ). Sur nos sites d'étude, pour tous les types de structure (séparateurs de coupes, mosaïques, massifs forestiers) la probabilité de présence était plus élevée aux alentours d'un cours d'eau ce qui pourrait être du davantage à la végétation caractéristique des peuplements "humides" qu'à la présence d'eau elle-même. En effet, plusieurs auteurs ont souligné l'importance d'une strate arbustive dense pour le tétras (Robinson 1969, Boag et Schroder 1992, Lemay et al. 1998, Potvin et al. 2001), une caractéristique qui se rencontre généralement en pessière noire dans les sous-bois humides, qui favorisent la croissance des aulnes et des sapins (Vallières 2001). Les mesures de couvert vertical (1,5 à 4 m) significativement plus élevées aux stations proches d'un cours d'eau semblent d'ailleurs confirmer cette hypothèse, de la même manière que la forte probabilité de présence aux stations dont le couvert latéral était élevé semble confirmer la préférence du Tétrás du Canada pour les peuplements offrant un sous-bois

développé (figure 5). Ces observations ainsi que l'absence d'influence à grande échelle de la composition du paysage (disque de 500 m de rayon) suggèrent que le Tétrás du Canada serait plus sensible aux caractéristiques locales de son habitat, et qu'il survivrait aisément dans une matrice de coupes totales, tant qu'à petite échelle (locale et disque de 200 m de rayon) le milieu répond à ses exigences. Ce sont d'ailleurs une variable locale d'habitat (couvert latéral du sous-bois) et deux variables de paysage à petite échelle (présence d'un cours d'eau à moins de 100 m du point d'appel et proportion de perturbations anthropiques dans un disque de 200 m de rayon) qui expliquaient le mieux la présence des Tétrás du Canada au sein de nos sites d'études (tableau 1).

Selon nos hypothèses, la mesure la plus directe de qualité d'habitat ferait référence aux caractéristiques individuelles, la qualité d'un habitat ne pouvant être déduite uniquement des densités observées. La proportion d'adultes représenterait alors un indice judicieux dans le cas du Tétrás du Canada, les meilleurs habitats étant défendus par des individus reproducteurs au détriment des jeunes inexpérimentés ("yearlings"). Bien que ces jeunes tétras d'un an soient physiologiquement aptes à la reproduction, une certaine pression sociale induirait une sorte d'inhibition sexuelle, se traduisant notamment par l'absence de comportements territoriaux, et leur exclusion des "meilleurs" habitats par des individus plus agressifs (Boag et Schroeder 1992). Ainsi, la faible proportion d'adultes observée aux sites les plus perturbés par les coupes forestières suggère que ces sites abritent des habitats moins défendus par les reproducteurs expérimentés et que les jeunes individus y sont refoulés par ces individus âgés plus territoriaux (figure 6). Cette observation confirmerait par ailleurs les résultats relatifs aux probabilités de présence obtenues grâce aux points d'appel, et le faible intérêt des tétras pour des habitats fortement perturbés par les coupes (figure 4). De plus, la prise en compte de l'âge des individus apporte une information que les mesures de densités ne pouvaient laisser entrevoir. En effet, si les points d'appels ont montré que les probabilités de présence de tétras augmentent à mesure que diminuent la proportion des perturbations anthropiques (figure 4), la proportion d'adultes indique en plus que le Tétrás du Canada pourrait se contenter d'un certain degré de perturbation, et même préférer des habitats modérément perturbés à d'autres faiblement perturbés (figure 6). Cette observation confirmerait le point de vue de Lautenschlager (1997) selon lequel les espèces inféodées à la forêt boréale sont adaptées aux

perturbations de leur environnement, et suggère même que le Tétrás du Canada rechercherait un certain degré de perturbations à l'intérieur de son territoire.

La prise en compte de l'âge des individus capturés apporte des informations supplémentaires à celles fournies par un simple dénombrement par points d'appel. Il se peut qu'en un site donné le recensement par point d'appel ne soit pas strictement représentatif de la population présente. En effet, une petite partie des mâles adultes a pu ne pas réagir à l'appel enregistré et seulement la moitié des "yearlings" seraient territoriaux (Boag et Schroeder 1992, McKinnon 1983, Schroeder et Boag 1989) ce qui implique qu'une partie de la population n'a pu être recensée, car les individus ne participant pas à la reproduction (i.e. sans territoire) répondent moins spontanément à l'appel enregistré, et leur capture est par conséquent plus aléatoire. C'est en étant conscient de ce biais qu'apparaît l'intérêt d'utiliser conjointement le dénombrement par points d'appels et l'âge des individus capturés. D'une part, si effectivement selon de nombreux auteurs les individus répondant à l'appel enregistré comprenaient la plupart des adultes défendant un territoire ainsi que la moitié des "yearlings" (i.e. actifs sexuellement), le dénombrement par points d'appel permettrait de comparer entre eux des habitats indépendants. Dans ce cas, les meilleurs habitats seraient ceux où les taux de réponses par unité de surface inventoriée sont les plus élevés. D'autre part, l'analyse des âges fournit un moyen plus précis pour différencier des populations dans leur composition, car tout en admettant que l'ensemble de la population ne peut être capturé, la proportion des adultes permettrait quand même d'établir un lien direct avec la qualité d'habitat, dès lors qu'une proportion invariable des "yearlings" répond à l'appel enregistré.

## **IMPLICATIONS EN AMÉNAGEMENT**

Complémentaire à la méthode classique de dénombrement par points d'appel, la caractérisation individuelle (mesures morphologiques et surtout détermination de l'âge) apporte des précisions nouvelles quant aux exigences du tétras en forêt boréale aménagée. Le maintien de forêts résiduelles aux alentours des cours d'eau temporaires et permanents serait d'autant plus favorable au tétras que ces habitats semblent en mesure de supporter des densités plus élevées d'individus, probablement en raison du couvert important qui se développe en pessière noire dans le sous-bois des peuplements riverains à proximité

immédiate des cours d'eau. De plus, la réduction des surfaces de coupe à proximité des forêts abritant un cours d'eau favoriserait également des densités élevées de Tétràs du Canada (figure 4) ce qui rejoint les recommandations de nombreux auteurs insistant sur la nécessité d'accroître la largeur des séparateurs de coupes secs et riverains (Potvin et al. 2001, Szuba et Bendell 1983 *in* Boag et Schroeder 1992, Turcotte et al. 2000). L'exploitation en blocs de faibles dimensions (20-30 ha) alternant avec des blocs équivalents non exploités ainsi que les larges séparateurs de coupes pourraient fournir au Tétràs du Canada une hétérogénéité de peuplements correspondant davantage aux exigences de l'espèce que l'agglomération de coupes totales ou CPRS séparées par d'étroits séparateurs de coupes (figure 6). Enfin, l'influence positive du couvert latéral au niveau des strates basses (0 à 2 m de haut) sur la présence du tétras suggère que les mesures sylvicoles induisant un éclaircissement du peuplement pourraient contribuer à l'altération de la qualité de son habitat, spécialement dans le cas des séparateurs riverains qui sont récoltés partiellement avant que les coupes adjacentes ne redeviennent favorables au Tétràs du Canada.

## REMERCIEMENTS

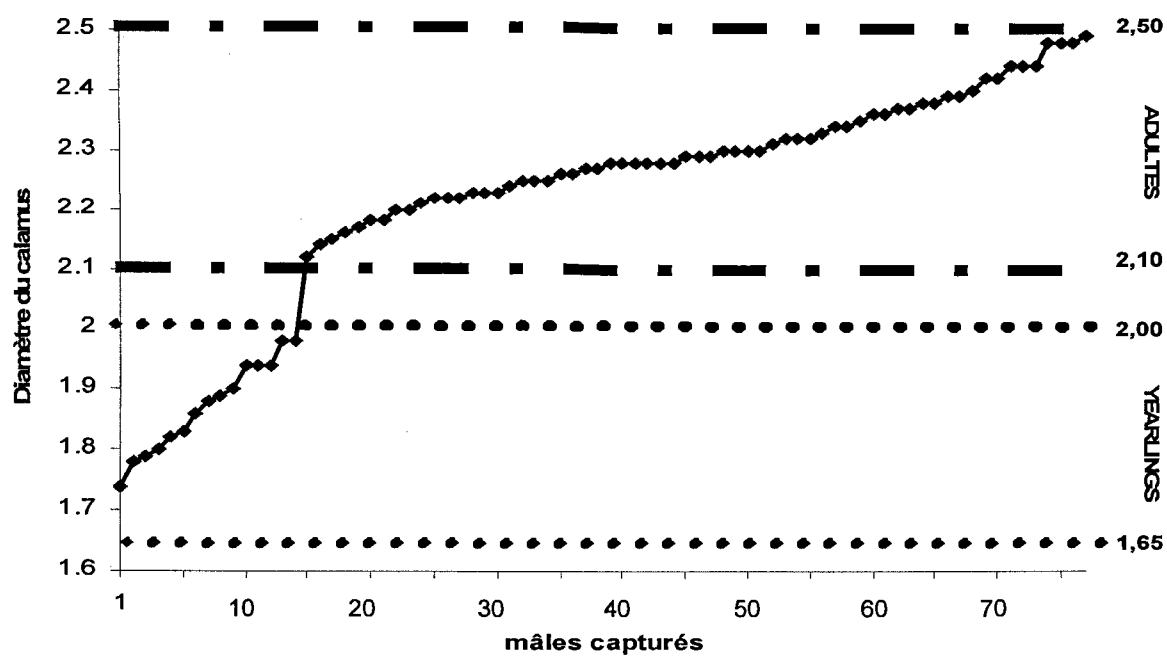
Nous remercions Développement économique Canada, la Fondation de la faune du Québec, le Fonds de recherche sur la nature et les technologies (Québec) et la Fondation de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue pour leur soutien financier. Nous remercions la forêt modèle Crie de Waswanipi pour leur collaboration et leur mise à disposition d'un logement au sein de la communauté. Nous remercions également les techniciens Simon Canuel, Sandra Côté, Olivier Roquetanière et David Savoie pour leur bonne humeur inaltérée par la promiscuité forcée et leur dévouement sans limite malgré les conditions difficiles de ce terrain, ainsi que leur méticuleuse attention lors de la manipulation des oiseaux.

## LISTE DES RÉFÉRENCES

- Allan T.A. 1985. Seasonal changes in habitat use by Maine spruce Grouse. *Canadian Journal of Zoology* 63:2738-2742.
- Annand E.M, Thompson F.R. 1997. Forest bird response to regeneration practices in central hardwood forests. *Journal of Wildlife Management*. 61:159-171.
- Bélanger G. 2000. Impacts des éclaircies précommerciales sur l'habitat d'élevage de la Gélinotte huppée (*Bonasa umbellus*) et du Tétrás du Canada (*Dendragapus canadensis*) en Gaspésie (Québec). Direction de l'aménagement de la faune de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine, Société de la faune et des parcs du Québec.
- Bender D.J., Contreras T.A., Fahrig L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79:517-533.
- Bergeron J.-F., Grondin P., Blouin J., 1998. Rapport de classification écologique du sous-domaine bioclimatique de la pessière à mousse de l'ouest. Ministère des Ressources Naturelles su Québec, Direction des inventaires forestiers, 206 p.
- Bierregaard R.O., Lovejoy T.E., Kapos V., Dos Santos A.A., Hutchings RW. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioScience* 42:859-866.
- Boag D.A., Schroeder M.A. 1992. Spruce Grouse. In: Poole A., Stettenheim P., Gill F., editors. *The birds of North America*, No 5: Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington, DC: The American Ornithologists' Union. p 27.
- Darveau M., Beauchesne P., Bélanger L., Huot J., Larue P. 1995. Riparian forest strips as habitat for breeding birds in boreal forest. *Journal of Wildlife Management* 59:67-78.
- Drapeau P., Leduc A., Giroux J.-F., Savard J.-P.L., Bergeron Y., Vickery W.L. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* 70:423-444.
- Ellison L.N. 1973. Seasonal social organization and movements of Alaskan spruce Grouse. *The Condor* 75:375-385.
- Ellison L.N. 1975. Density of Alaskan spruce Grouse before and after a fire. *Journal of Wildlife Management* 39:468-471.
- Fahrig L., Merriam G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50-59.
- Freemark K.E., Merriam H.G. 1986. Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biological Conservation* 36:115-141.
- Fritz R.S. 1979. Consequences of insular population structure: distribution and extinction of spruce Grouse populations. *Oecologia* 42:57-65.
- Herzog P.W., Boag D.A. 1978. Dispersion and mobility in a local population of spruce Grouse. *Journal of Wildlife Management* 42:853-865.

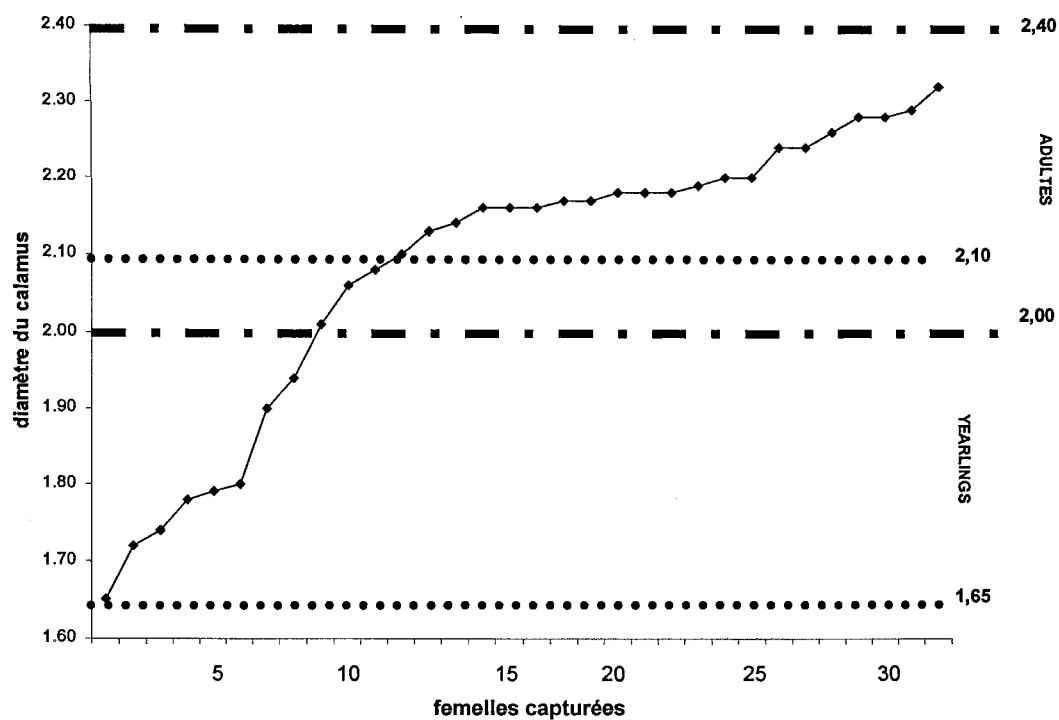
- Girard C. 1999. Comparaison de l'utilisation de différents types de structures de forêt résiduelle par le Tétrás du Canada (*Falci pennis canadensis*). Mémoire de M.Sc. UQAC. 85p.
- Imbeau L., Mönkkönen M., Desrochers A. 2001. Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology* 15:1151-1162.
- Keppie D.M., Herzog P.W. 1978. Nest site characteristics and nest success of spruce Grouse. *Journal of Wildlife Management* 42:628-632.
- Lautenschlager. 1997. Biodiversity is dead. *Wildlife Society Bulletin* 25:679-685.
- Lemay Y. 1989. Caractérisation de l'habitat de reproduction du Tétrás du Canada (*Dendragapus canadensis*) sur l'île d'Anticosti. Mémoire de M.Sc. UQTR.
- Lemay Y., Ferron J., Ouellet J.-P., Couture R. 1998. Habitat selection and nesting success of a spruce Grouse population (*Falci pennis canadensis*) introduced on Anticosti Island (Quebec). *Canadian Field-Naturalist* 112:267-275.
- McKinnon D.T. 1983. Age separation of yearling and adult Franklin's Spruce Grouse. *Journal of Wildlife Management* 47:533-535.
- Mueller-Dombois, Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. J.Wiley and Sons, N.Y. 574 p.
- Nudds T.D. 1977. Quantifying the vegetation structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin* 5:113-117.
- Potvin F., Bertrand N. 2004. Leaving forest strips in large clearcut landscapes of boreal forest: a management scenario suitable for wildlife? *Forestry Chronicle*. 80:44-53.
- Potvin F., Courtois R., Bélanger L. 1999. Short-term response of wildlife to clear-cutting in Quebec boreal forest: multiscale effects and management implications. *Canadian Journal of Forest Research* 29:1120-1127.
- Potvin F., Courtois R., Girard C., Strobel J.-B. 2001. Fréquentation par le Tétrás du Canada de la forêt résiduelle dans de grandes aires de coupe. Direction de la recherche sur la faune, Société de la faune et des parcs du Québec.
- Pulliam H.R. 1988. Source, sinks and population regulation. *The American Naturalist* 132:652-661.
- Redmond G.W., Keppie D.M., Herzog P.W. 1982. Vegetative structure, concealment, and success at nests of two races of spruce Grouse. *Canadian Journal of Zoology* 60:670-675.
- Robinson W.L. 1969. Habitat selection by spruce Grouse in northern Michigan. *Journal of Wildlife Management* 33:113-120.
- Schmiegelow F.K.A., Machtans C.S., Hannon S.J. 1997. Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses. *Ecology* 78:1914-1932.
- Schroeder M.A., Boag D.A. 1989. Evaluation of a density index for territorial male spruce Grouse. *Journal of Wildlife Management* 53:475-478.

- Szuba K.J., Bendell J.F. 1984. Weights of Ontario spruce grouse by sex, age, and breeding success. *Canadian Journal of Zoology* 62:788-792.
- Szuba K.J., Bendell J.F. 1988. Nonterritorial males in populations of spruce Grouse. *The Condor* 90:492-496.
- Szuba K.J., Bendell J.F., Naylor B.J. 1987. Age determination of Hudsonian spruce Grouse using primary feathers. *Wildlife Society Bulletin* 15:539-543.
- Turcotte F., Courtois R., Couture R., Ferron J. 2000. Impact à court terme de l'exploitation forestière sur le Tétrás du Canada (*Falci pennis canadensis*). *Canadian Journal of Forest Research* 30:202-210.
- Vallières C. 2001. L'obstruction visuelle latérale des bandes boisées de différents types en forêt dominée par l'épinette noire. Université Laval, Qc. Mémoire de M.Sc.
- Van Horne B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of wildlife management* 47:893-901.
- Vickery P.D., Hunter M.L.J., Wells J.V. 1992. Is density an indicator of breeding success? *The Auk* 109:706-710.
- Virkkala, R. 1987. Effects of forest management on bird breeding in Northern Finland. *Annales Zoologici Fennici*. 24:281-294.
- Whitcomb, Lynch, Opler, Robbins. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science* 193:1030-1032.
- Wiens J.A. 1994. Habitat fragmentation: island vs landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137:S97-S104.

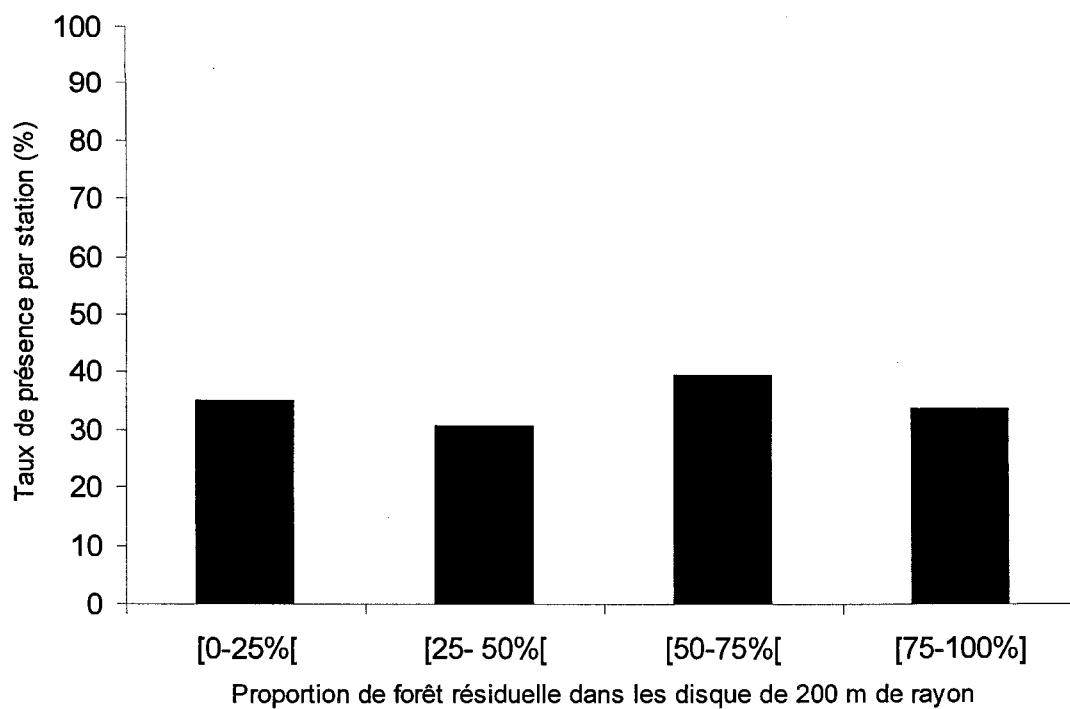


**Figure 1.** Répartition des mâles adultes (> 21 mois) et des jeunes nés l'été précédent ("yearlings"), déduite des mesures du diamètre du calamus de la plume primaire (PX), selon la méthode de Szuba et al. (1987) (n = 78).

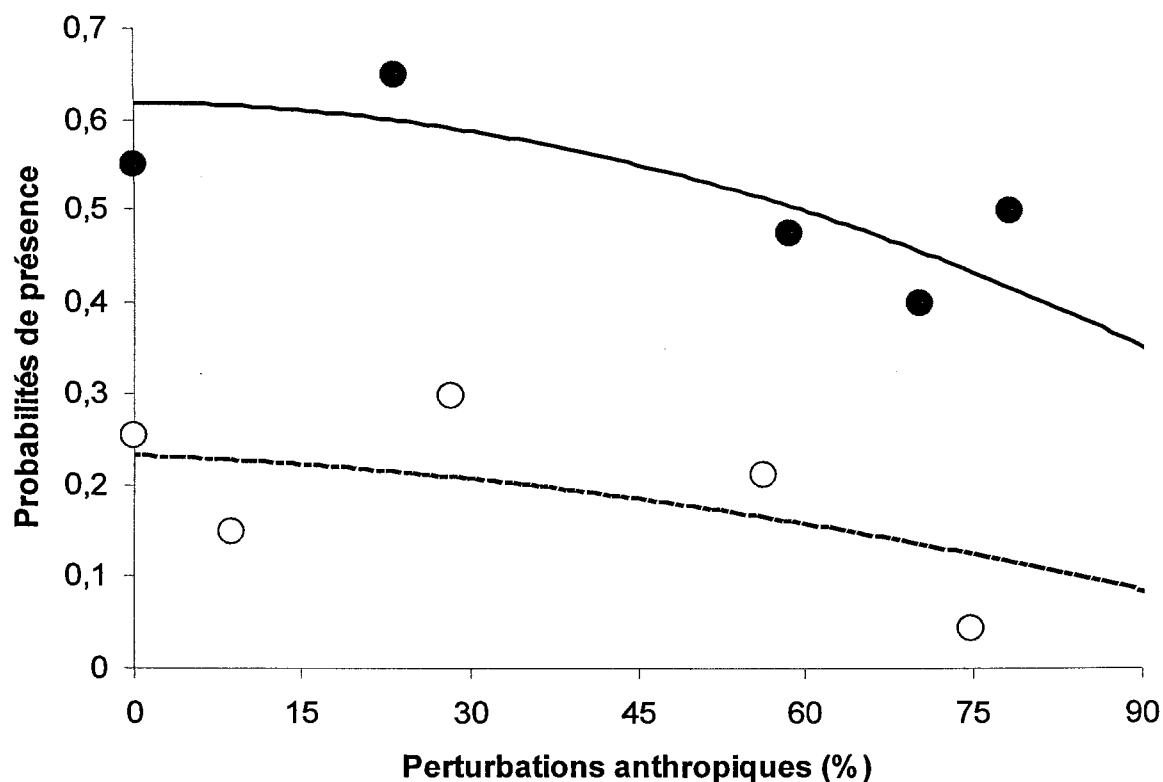




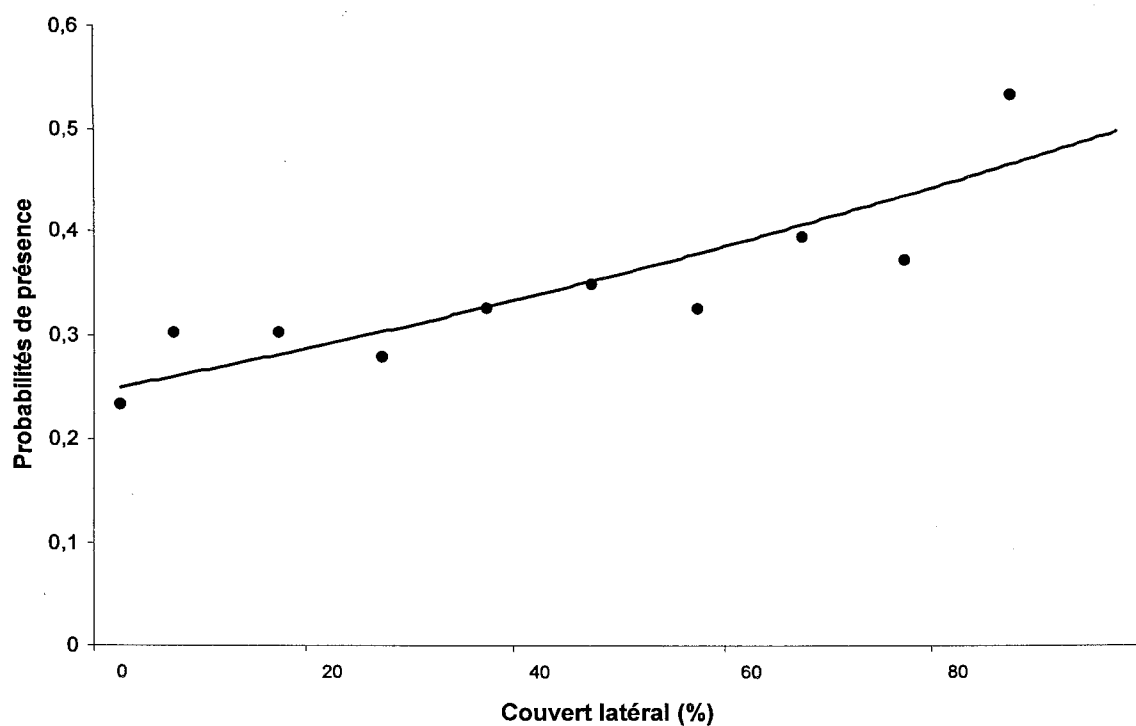
**Figure 2.** Répartition des femelles adultes (> 21 mois) et des jeunes nés l'été précédent ("yearlings"), déduite des mesures du diamètre du calamus de la plume primaire (PX), selon la méthode de Szuba et al. (1987) (n = 32).



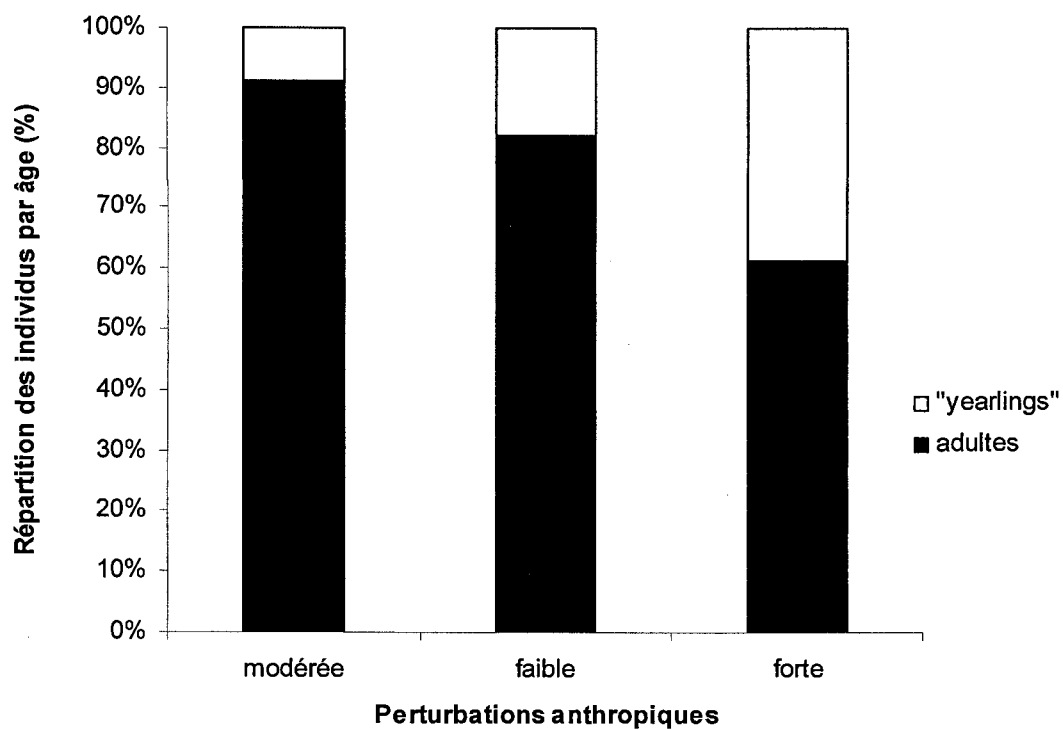
**Figure 3.** Proportion de stations où un tétras a répondu à l'appel, en fonction de la proportion de forêt résiduelle (7 m et plus de hauteur) contenue à l'intérieur des disques de 200 m de rayon centrés sur le point d'appel ([0-25%[, n = 100; [25-50%[, n = 121; [50-75%[, n = 89; [75-100%[, n = 122) .



**Figure 4.** Probabilités de présence du Tétras du Canada sur les stations avec ou sans cours d'eau en fonction de la proportion de perturbations anthropiques présente à l'intérieur du disque de 200 m de rayon centré sur le point d'appel. Les cercles pleins représentent la probabilité de présence observée sur les stations à moins de 100 m d'un cours d'eau basée sur une moyenne de 40 stations d'appel. Les cercles vides représentent la probabilité de présence observée sur les stations éloignées de plus de 100 m d'un cours d'eau, basée sur une moyenne de 47 stations d'appel. Utilisant une régression logistique, les courbes pleines et pointillées représentent la probabilité de présence prédite respectivement pour les stations avec et sans cours d'eau à proximité.



**Figure 5.** Probabilités de présence du Tétrás du Canada en fonction du couvert latéral mesuré au point d'appel. Les points représentent la probabilité observée basée sur une moyenne de 43 stations d'appel. Utilisant une régression logistique, la courbe représente la probabilité de présence prédite.



**Figure 6.** Proportion observée des adultes (> 21 mois) et des jeunes nés l'été précédent ("yearlings") par classe de perturbations anthropiques à l'intérieur des disques de 200 m de rayon centré sur les points d'appel.

**Tableau 1.** Résultats des modèles de régressions logistiques expliquant le mieux les probabilités de présence du Tétrás du Canada (modèle nul : superficie de forêt  $\geq 7$ m de haut à l'intérieur d'un disque de 200 m de rayon; modèle 1 : variable locale d'habitat mesurée à la station; modèle 2 : variables paysagères exprimées à l'intérieur d'un disque de 200 m de rayon; modèle 3 : association de variables locales mesurées à la station et paysagères à l'intérieur d'un disque de 200 m de rayon).

Modèles	$\chi^2$ ; df ; P	Variables	Effets
Modèle nul	0.028 ; 1 ; 0.866	Forêt $\geq 7$ m haut**	+
Modèle 1	10.09 ; 1 ; 0.001	Couvert latéral*	+
Modèle 2	59.76 ; 2 ; <0.001	Cours d'eau**	+
		Perturbations anthropiques**	—
Modèle 3	66.50 ; 3 ; <0.001	Couvert latéral*	+
		Cours d'eau**	+
		Perturbations anthropiques**	—

\* variable locale de caractérisation de l'habitat

\*\* variables de caractérisation d'habitat à l'échelle du paysage

**Tableau 2.** Moyennes et erreurs-standard de mesures biométriques individuelles (poids, bec, tarse) (n = 72), en fonction des trois classes de perturbations anthropiques à l'intérieur des disques de 200 m de rayon autour des stations.

	faible [0-33%[		modérée [33-66%[		forte [66-100%[	
	moyenne	ES	moyenne	ES	moyenne	ES
<b>Poids (g)</b>	519.83	6.0	504.13	7.6	522.0	8.13
<b>Longueur du bec (mm)</b>	14.50	0.22	14.91	0.25	14.42	0.21
<b>Longueur du tarse (mm)</b>	41.72	0.24	43.37	0.32	43.65	0.57

## INFLUENCE DE LA COUPE PARTIELLE ET DU RECOUVREMENT DE LA PONTE SUR LE RISQUE DE PRÉDATION DES NIDS DU TÉTRAS DU CANADA.

Delphin Ruché<sup>1</sup>, Louis Imbeau<sup>1</sup>, Jean Ferron<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445, boul. de l'Université, J9X 5E4, Rouyn-Noranda (Canada)

<sup>2</sup> Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, G5L 3A1, Rimouski (Canada)

### RÉSUMÉ

La visibilité est un facteur qui influence fortement le risque de prédation des nids d'oiseaux. Chez le Tétrás du Canada (*Falci pennis canadensis*), la végétation autour du nid influence la transmission des signaux auditifs, olfactifs et visuels vers les prédateurs. Les coupes partielles sont donc susceptibles d'augmenter la vulnérabilité à la prédation en simplifiant la structure du couvert végétal et en diminuant la densité des arbres autour du nid. D'autre part, le comportement de recouvrement des œufs par la femelle au moment de la ponte a pour conséquence de réduire la visibilité et pourrait favoriser la survie de la couvée. Des nids artificiels similaires aux nids de Tétrás du Canada ont été utilisés pour comparer, pendant la période naturelle de ponte, les risques de prédation entre des peuplements traités en coupes partielles (24% et 34% de la surface terrière récoltée) et des peuplements non coupés, dans la pessière noire à mousses de l'Ouest du Québec. L'efficacité du recouvrement des œufs de poule et de plasticine sur la survie des couvées a également été mesurée par cette méthode. Nous avons interprété les résultats selon trois définitions de la prédation : 1) la définition "classique" habituellement utilisée avec les nids artificiels (un nid prédaté contient au moins 1 œuf détruit, ou déplacé, ou disparu, ou mordu); 2) une définition qui exclut les petits mammifères incapables de consommer les œufs de Tétrás du Canada à cause de leur taille; 3) une définition nouvelle et plus réaliste qui tient compte des événements pouvant réellement affecter la survie des œufs. Les taux de prédation mesurés ne variaient pas significativement entre les peuplements traités et non traités ( $p > 0.9$ ), quelle que soit la définition de la prédation. Selon la définition classique, les petits mammifères étaient responsables de 80.2% des prédictions totales. Le recouvrement des œufs réduisait significativement le risque de prédation seulement lorsque la visibilité proche des nids était élevée ( $p < 0.01$ ). En excluant les petits mammifères, le recouvrement des nids réduisait le risque de prédation de 83%, les oiseaux, les carnivores et les écureuils détectant principalement les nids découverts ( $p < 0.001$ ). Avec la définition la plus réaliste, le taux de prédation des nids était très faible (0.07), soit 75% plus faible que selon la définition "classique". Toujours selon cette définition, malgré leur incapacité à ouvrir les œufs, les petits mammifères étaient responsables de 65.4% des prédictions totales, et bien que le recouvrement n'était pas significatif, les nids recouverts étaient deux fois moins prédatés que les nids découverts. Ces résultats suggèrent que l'éventualité du comportement de recouvrement des œufs devrait être prise en compte dans les études futures utilisant les nids artificiels et visant les espèces forestières nidifuges.

Mots clefs : Tétrás du Canada, coupes partielles, prédation de nids, recouvrement des œufs, recouvrement du nid, visibilité du nid, nids artificiels.



## INTRODUCTION

La structure et la composition du couvert végétal autour du nid influencent le risque de prédation des œufs, des poussins et des adultes chez les oiseaux, directement en réduisant la transmission des signaux visuels, auditifs et olfactifs (Bayne et al. 1997; Møller 1989) et indirectement car la densité de la végétation affecte les déplacement des prédateurs (Martin 1993; Yahner et Mahan 1996a; Yahner et Wright 1985). Les espèces nichant au sol sont sensibles à ces facteurs qui influencent leur succès de nidification (Angelstam 1986; Salonen et Penttinen 1988; Schranck 1972), et c'est notamment le cas des gallinacés (Boag et al. 1984; Redmond et al. 1982; Wallestad et Pyrah 1974). Or en forêt aménagée, la structure et la composition végétales sont modifiées par les pratiques sylvicoles qui pourraient par conséquent influencer la vulnérabilité des nids à la prédation. Dans la forêt boréale du Canada, bien que la coupe totale soit encore largement répandue, l'évolution progressive vers une foresterie écosystémique favorise de plus en plus l'utilisation des différents types de coupes partielles, dont une caractéristique est de préserver un couvert forestier. Malgré cette qualité, le prélèvement d'une partie des tiges, ainsi que les chemins de pénétration des machines ont pour effet de réduire temporairement le couvert végétal ce qui pourrait exposer davantage les nids à la prédation.

Malgré la proportion croissante des coupes partielles dans la forêt boréale canadienne, il n'existe que très peu d'études mesurant les effets de ce traitement sur le risque de prédation des nids (Bourque et Villard 2001, Darveau et al. 1997). En Colombie Britannique, Steventon et al. (1999) ont utilisé des nids artificiels ressemblant à des nids de *Junco ardoisé* (*Junco hyemalis* L.) dans le but d'évaluer le risque de prédation des passereaux forestiers nichant au sol. La coupe à 30% de la surface terrière n'augmentait pas le risque de prédation relativement à la forêt non coupée, tandis qu'à un taux de prélèvement de 60% les résultats obtenus ne permettaient pas d'écarter complètement l'hypothèse selon laquelle l'ouverture du couvert accroissait le risque de prédation. En ce qui concerne plus spécifiquement les gallinacés, qui sont également des nicheurs au sol mais avec des œufs de taille bien supérieure à celle de passereaux, aucune étude ne permet à ce jour de savoir si l'ouverture du

milieu induite à court terme par les coupes partielles est suffisante pour affecter le succès de nidification en augmentant la visibilité des nids et leur détectabilité par des prédateurs.

La majorité des idées les plus influentes sur la prédation des nids proviennent des expériences utilisant des nids artificiels (Major et Kendal 1996). Cette technique a été très utilisée parce qu'elle présente l'avantage de fournir une taille d'échantillon suffisante statistiquement là où il serait coûteux voire impossible de travailler avec des nids naturels (Darveau et al. 1997; Steventon et al. 1999). Mais la technique présente des limites notamment parce que les nids artificiels ne sont pas perçus par les prédateurs de la même manière que les nids naturels (Haskell 1995b; King et al. 1999; Larivière 1999; Roper 1992). Conscients de cela, la majorité des auteurs ont justifié leur recours aux nids artificiels en supposant que même si les taux de prédation réels et les taux de prédation mesurés expérimentalement diffèrent, ces derniers sont comparables entre eux puisque les biais méthodologiques s'appliquent à l'ensemble des nids d'une même étude. Si tel était le cas, l'influence relative d'un traitement ou d'une lisière sur la survie d'un nid pourrait effectivement être mesurée. Cette hypothèse supporte une variation de l'intensité de prédation entre nids naturels et artificiels, mais suppose aussi un parallélisme entre les tendances de prédation réelles et mesurées artificiellement. Or, sur un même site, des tendances inverses de prédation ont parfois été observées entre nids naturels et artificiels en raison d'une variabilité dans le degré d'imitation des nids artificiels fabriqués (Bayne et al. 1997; Martin 1987; Moller 1987; Rangen et al. 2000; Wilson et al. 1998; Yahner et Mahan 1996b). De plus, même lorsque les taux de prédation sont similaires, la possibilité que les prédateurs de nids artificiels diffèrent de ceux des nids naturels est toujours possible (e.g. Thompson et Burhans 2004).

Récemment, ces biais fondamentaux ont poussé certains auteurs à condamner absolument le recours aux nids artificiels (Burke et al. 2004; Faaborg 2004; Larivière 1999; Zanette 2002), et d'autres à prôner un raffinement fondamental de la méthode (Villard et Pärt 2004). Plus que jamais, le souci impératif des utilisateurs de nids artificiels doit être de reproduire le plus parfaitement possible le nid, mais aussi les conditions naturelles de la nidification de l'espèce visée. Si dans la majorité des cas cet exercice s'avère impossible, la méthode des nids artificiels pourrait toutefois être judicieuse très ponctuellement lorsque les connaissances de l'espèce étudiée le permettent.

Parmi les biais méthodologiques à éviter rigoureusement figure l'impossibilité de reproduire la présence d'un adulte sur le nid, car ce dernier influence probablement le comportement des prédateurs, en défendant son nid (Bayne et Hobson 1997; Martin 1992; Montgomerie et Weatherhead 1988; Salonen et Penttinen 1988), en le camouflant, ou bien au contraire en trahissant sa présence par son odeur ou ses déplacements (Angelstam 1986; King et al. 1999; Ortega et al. 1998; Reitsma et al. 1990; Storaas 1988; Wilson et al. 1998). Plus encore, certains prédateurs localiseraient le nid en cherchant les adultes plutôt que le nid lui-même (Major et Kendal 1996). Nous suggérons qu'un des moyens de contourner ce biais est de s'inspirer expérimentalement d'une période pendant la nidification au cours de laquelle l'adulte est naturellement absent de son nid. Cela est possible avec certaines espèces nidifuges dont la femelle ne commence l'incubation qu'une fois le dernier œuf pondu, s'absentant entre les pontes successives (Salonen et Penttinen 1988; Sugden et Beyersbergen 1986). Ce comportement de la femelle permet une éclosion simultanée des œufs et un départ rapide du nid de toute la couvée, mais il augmenterait aussi la vulnérabilité des nids naturels selon certains auteurs qui ont observé davantage de prédation au début de la nidification (Arnold et al. 1987; Bourget 1973; Gerell 1985; Hill 1984; Keppie 1975; Klett et Johnson 1982; Maxson et Oring 1978; Murray et al. 1983), à la suite de quoi les conditions environnementales changent, la végétation se développe, le manteau neigeux disparaît, les proies alternatives aux œufs deviennent plus abondantes, les images de recherche des prédateurs se modifient et les taux de prédation peuvent être considérablement différents de ceux de la période de ponte (Yahner et Cypher 1987). Malgré ces connaissances, les études utilisant les nids artificiels se sont généralement inspirées de la période d'incubation, notamment chez les gallinacés, chez qui cette période est pourtant impossible à imiter artificiellement, la femelle étant présente 90% du temps sur son nid chez certaines espèces (Herzog 1978; McCourt et al. 1973). La présente étude serait la première à reproduire artificiellement la période de ponte alors que la femelle ne fréquente son nid que pour y déposer ses œufs.

Par ailleurs, très peu d'études ont tenu compte de l'éventualité du recouvrement des œufs par la femelle en période de ponte. Pourtant, ce comportement pourrait réduire le risque de prédation de la couvée, lorsque la femelle s'absente du nid. Le recouvrement des œufs est en effet connu chez de nombreuses espèces d'oiseaux aquatiques nidifuges (Esler et Grand 1993;

Gerell 1985; Götmark 1989; Storaas 1988; Sugden et Beyersbergen 1986), et son efficacité sur la survie des couvées a été mise en évidence chez certains oiseaux aquatiques. Une étude en Suède de Götmark et Alhund (1984) visant l'Eider à duvet (*Somateria mollissima*) n'a révélé aucune prédation sur les nids naturels recouverts, tandis que 43% des nids artificiels découverts avaient été prédatés. Salonen et Penttinen (1988) ont montré par ailleurs que le recouvrement des nids artificiels de Grèbe huppé (*Podiceps cristatus*) avait un effet positif significatif sur la survie du nid en période de ponte. Bien que ce comportement soit aussi connu chez des espèces forestières, notamment certains gallinacés tels le Tétrás du Canada (McCourt et al. 1973), il n'a jamais été pris en compte dans les études antérieures, et son impact sur la survie des pontes est encore inconnu.

Nos objectifs étaient de (1) vérifier l'hypothèse selon laquelle l'ouverture du milieu éventuellement induite par la coupe partielle, augmente la vulnérabilité des nids de tétras en période de ponte ; (2) mesurer l'influence du recouvrement des œufs sur le risque de prédation avant l'incubation chez le Tétrás du Canada. Le risque de prédation induit par la coupe partielle, la période critique durant laquelle la femelle abandonne temporairement son nid avant d'incuber et le comportement de recouvrement des oeufs sont à notre connaissance tous trois pris en compte pour la première fois chez un gallinacé.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons conduit cette étude du 27 mai au 19 juin 2003, en forêt boréale dans la pessière noire à mousse de l'Ouest du Québec (Canada), à 150 km au Nord de Lebel-sur-Quévillon (49°07' - 76°99'). L'aire d'étude se situait dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses, caractérisée par une saison de croissance de quatre à cinq mois, des températures moyennes annuelles variant de 0° à -2.5°C, des précipitations annuelles d'environ 1000 mm et un climat subpolaire continental. Ce domaine bioclimatique est caractérisé par des peuplements résineux, des pessières à éricacées et des pessières à sphaignes, ponctués de tourbières boisées ou de tourbières arbustives. Sur nos sites, la strate arborescente était dominée par l'épinette noire (*Picea mariana*), accompagnée du pin gris

(*Pinus banksiana*), du sapin baumier (*Abies balsamea*), et du bouleau à papier (*Betula papyrifera*).

Deux sites ont été utilisés dans le cadre de l'étude. Dans le premier, dominé par l'épinette noire, 4 transects de 300 m ont été répartis à l'intérieur de 4 blocs non récoltés d'une trentaine d'hectares (56 nids), et 3 transects (300, 300 et 600 m) dans des blocs équivalents traités en coupe partielle (56 nids). Les traitements avaient été effectués pendant l'hiver 2002-2003. La totalité des arbres étaient récoltés dans les chemins de pénétration de la machinerie, d'une largeur de 5 m et équidistants de 15 m. De part et d'autre de ces chemins, un arbre sur trois était récolté dans une bande de 5 m de large, et une bande de 5 m restait par conséquent intacte entre chaque chemin. Le volume de bois récolté était extrêmement variable à l'échelle du peuplement. Dans le second site, dominé par le Pin gris, 6 transects de 500 m ont été répartis respectivement dans 6 massifs continus non récoltés (124 nids), et 6 autres de 500 m également dans 6 massifs continus traités en coupe partielle en 2000, 2001 et 2002 (124 nids). Ces coupes partielles étaient des coupes progressives d'ensemencement (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996) avec écartement variable des chemins de pénétration de la machinerie (5 à 25 m). Les transects étaient distants d'au moins 5 km et perpendiculaires aux chemins de pénétration de la machine dans les secteurs traités.

### Nids artificiels

La durée de l'étude (27 mai au 19 juin) était synchronisée avec la période de ponte des femelles dans le secteur. Pour déterminer cette période, nous avons tenu compte des méthodes théoriques existantes basée sur l'observation de la couverture neigeuse (Keppie et Towers 1990) ainsi que des mesures d'âge (Towers 1988) effectuées sur 6 poussins appartenant à 4 couvées différentes, capturés l'année précédente dans les mêmes zones, à partir desquels nous avons déduit les dates d'éclosion (20 juin au 8 juillet), puis de ponte (30 mai au 17 juin, considérant une période d'incubation de 21 jours (Boag et Schroeder 1992).

Le site en pessière comprenait 112 nids, dont 56 dans les peuplements traités et 56 dans les témoins, respectivement divisés en un nombre égal de nids recouverts et non recouverts. Le site en pinède comprenait 254 nids dont 124 dans les peuplements traités et 130 dans les témoins, également divisés en un nombre égal de nids recouverts et non recouverts (figure 1). Les nids artificiels ont été installés parallèlement aux transects tous les 50 m, à 25 m

perpendiculairement de part et d'autre des transects, de telle manière que chaque nid était au moins distant de 50 m du nid le plus proche (figure 2). Cette disposition complexe réduisait le risque qu'un prédateur ne visite les nids en suivant un parcours linéaire simple imprégné par l'odeur ou les traces de nos passages successifs (Whelan et al. 1994). Les nids étaient formés d'une légère dépression dans le sol au pied d'un arbre comme il a été décrit pour les nids naturels de Tétràs du Canada (Keppie et Herzog 1978; Redmond et al. 1982). Ils contenaient deux œufs frais de poule pour reproduire en partie l'odeur naturelle d'un vrai nid et un œuf en plasticine pour permettre l'identification des prédateurs à partir des marques de dents imprimés dans la pâte. Les œufs de poule étaient peints avec une peinture acrylique ordinaire afin d'imiter l'aspect des œufs de Tétràs du Canada. Les œufs en plasticine avaient la forme et la couleur d'œufs de Tétràs du Canada (Baicich et Harrison 1997). Ils étaient recouverts de paraffine afin de réduire l'émanation d'odeurs de plasticine (Brongo 2002) et fixés aux nids avec un fil de fer pour qu'ils ne soient pas emportés par un prédateur. Afin de tester l'influence du recouvrement de la ponte, 50% des nids étaient recouverts avec des brindilles et des feuilles présentes aux alentours du nid, tels que décrit par McCourt et al. (1973). Tous les nids d'un côté du transect étaient systématiquement recouverts, tandis que de l'autre côté, ceux-ci étaient laissés sans recouvrement.

Chaque nid était contrôlé 5 nuits (6 jours) après son installation, car cette durée correspond en moyenne à la période de ponte pendant laquelle la femelle est absente du nid (Pendergast et Boag 1971; Smyth et Boag 1984). Trois contrôles ont été effectués sur chacun des nids au cours de l'étude (1<sup>er</sup> contrôle du 2 au 7 juin, 2<sup>e</sup> contrôle du 8 au 13 juin, 3<sup>e</sup> contrôle du 14 au 19 juin). Lors de ces contrôles, les œufs en plasticine présentant une trace de prédation étaient remplacés et conservés pour une identification ultérieure des traces. Les œufs de poule étaient systématiquement remplacés afin d'éviter l'émanation d'odeurs qui se dégageraient des vieux œufs ou des œufs cassés (Larivière 1999; Olson et Rohwer 1998; Rangen et al. 2000). Les nids prédatés étaient reformés afin de maintenir constante la densité des nids au cours de l'étude.

Afin de limiter l'imprégnation du matériel par notre odeur, toutes les étapes de la fabrication des œufs et des nids ont été faites avec des gants de laboratoire et nous portions sur le terrain des bottes en caoutchouc (Whelan et al. 1994). Nous évitions de piétiner le sol entre le transect et le nid et spécialement aux alentours du nid, car ces perturbations visuelles

sont susceptibles d'attirer l'attention des prédateurs (Buler et Hamilton 2000; Dwernychuk et Boag 1972; Sugden et Beyersbergen 1986). Nous n'avons utilisé aucun marqueur voyant pour signaler l'emplacement des nids dans le but de réduire le risque que les prédateurs associent les nids aux marqueurs (Yahner et Wright 1985).

Lors du dernier contrôle, tous les œufs étaient récupérés et l'habitat caractérisé à l'endroit de chaque nid. La densité du peuplement a été estimée à l'aide d'un prisme de facteur 2 en mesurant le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de chaque tige. Une estimation de la densité de la strate arbustive en sous-bois (0-3 m) a été réalisée sur une placette-échantillon centrée sur le nid, par classes de 20%, sur une échelle de 1 à 5. Cette mesure permettait d'estimer la densité des strates herbacées et arbustives susceptibles d'influencer la visibilité en sous-bois. Nous avons enfin évalué la visibilité de chaque nid à une micro-échelle en utilisant la méthode de Donovan et al. (1997). Cette méthode attribue au nid une valeur de 0 (visibilité du nid nulle) à 25 (visibilité maximale), à partir de cinq mesures de visibilité effectuées à un mètre du nid (un profil latéral à chaque point cardinal et un profil vertical).

### Analyses statistiques

Pour comparer les caractéristiques végétales des sites traités aux sites témoins, des tests de t ont été effectués sur les données de surface terrière, de dhp des arbres, de densité de sous-bois et de visibilité des nids pour chaque site d'étude.

Les analyses de risque de prédation des nids ont été effectuées en tenant compte de trois définitions différentes de prédation : (1) "*prédations classiques*", (2) "*prédations excluant les petits rongeurs*", et (3) "*prédations conséquentes*". Les "*prédations classiques*" correspondent à la définition qui est habituellement citée dans les études utilisant les nids artificiels (Major et Kendall 1996). Un nid était considéré comme prédaté s'il contenait au moins un œuf détruit, déplacé, disparu, ou mordu. Les "*prédations excluant les petits rongeurs*" tiennent compte uniquement des prédictions commises par d'autres espèces que les campagnols et souris, qui sont connus pour être incapables de briser la coquille d'un œuf de caille (DeGraaf et al. 1999; Haskell 1995a, b; Rangen et al. 2000), dont la taille est déjà inférieure à celle d'un œuf de téttras. Finalement, avec cette définition nouvelle de "*prédations conséquentes*", nous ne tenons compte que des événements pouvant réellement

affecter la survie des œufs. Un nid a été considéré comme ayant été prédaté si au moins 1 œuf était disparu, déplacé hors du nid ou si au moins un vrai œuf était cassé ou fendu, ou si l'œuf en plasticine était mâché par un carnivore. Un nid par ailleurs intact, mais contenant seulement un œuf en plasticine rongé par un petit rongeur ou très légèrement picoré par un oiseau a été comptabilisé comme un nid non prédaté. Dans les trois définitions, seule la première prédation enregistrée sur un nid était comptabilisée afin d'éviter la pseudo-réplication de l'échantillonnage, et les nids étaient seulement reformés pour maintenir constante la densité de ceux-ci au cours de l'étude.

Le risque de prédation des nids pour chaque définition de prédation étant estimé à partir de trois visites (6, 12 et 18 jours d'exposition), nous avons choisi d'utiliser la régression de Cox pour l'analyse de ce type de données. En effet, ce type d'analyse de survie permet de modéliser le temps nécessaire à l'obtention d'une prédation, en tenant toutefois compte des cas où la prédation ne s'était toujours pas produite à la fin de l'expérience. Comparativement à d'autres types d'analyses de survie, la régression de Cox permet de tenir compte correctement de ces cas où aucune prédation n'a été notée et permet de calculer des coefficients associés à plus d'une variable prédictive dans un modèle donné. Cette analyse est statistiquement avantageuse comparativement à la régression logistique qui est fréquemment utilisée dans des études similaires, car elle tient compte du moment où la prédation s'est produite et non pas uniquement de l'état du nid à la fin de l'expérience.

Pour identifier les variables expliquant le risque de prédation, nous avons retenu un modèle statistique obtenu par régression multiple, en entrant de façon séquentielle les différentes variables en commençant par celle qui était la plus significative ("forward stepwise"). Les paramètres d'entrée et de sortie des variables du modèle étaient l'atteinte des seuils statistiques 0.05 et 0.10, respectivement. Les variables explicatives retenues étaient l'effet du traitement (coupe partielle vs témoin), du recouvrement des œufs (œufs recouverts vs œufs exposés), de la visibilité immédiate des nids, du site d'étude, de même que les interactions impliquant l'effet du recouvrement et du site d'étude. Dans toutes les analyses, nous avons considéré que les données obtenues dans les deux sites d'étude pouvaient être présentées conjointement à condition qu'aucune interaction significative avec le site d'étude ne soit retenue dans un modèle final. Les tests statistiques ont été conduits en utilisant le logiciel SPSS 12.0.



## RÉSULTATS

Bien que nous n'ayons pas pu mesurer les caractéristiques des sites avant traitement, l'intensité de la récolte en coupe partielle a été estimée en comparant entre elles les surfaces terrières des peuplements traités et non traités. Dans le secteur en pinède, la coupe partielle a ainsi été estimée à 34,5% de la surface terrière, tandis que dans le secteur dominé par l'épinette noire le traitement a réduit d'environ 24,4% la surface terrière initialement présente (tableau 1). Dans les deux secteurs d'étude, l'écart entre les surfaces terrières respectives des sites traités et témoins est hautement significatif (tests de t,  $P < 0.010$ ). La densité du sous-bois (couvert vertical de 1.5 à 4 m.) des peuplements témoins était supérieure à celle des peuplements traités, bien que la différence ne soit significative qu'en pessière (test de t,  $P = 0.029$ , tableau 1). Contrairement à ce que nous nous attendions, et malgré l'âge des traitements inférieur à 6 ans, ces derniers n'ont probablement pas affecté la visibilité immédiate des nids, celle-ci étant homogène entre les sites dans la pessière où le taux de prélèvement était le plus faible (test de t,  $P = 0.614$ , tableau 1). Par contre, en pinède, la visibilité des nids dans les sites témoins était significativement plus grande que dans les sites traités (test de t,  $P = 0.018$ ).

Le campagnol à dos roux (*Clethrionomis gapperi*), et la souris sylvestre (*Peromyscus maniculatus*) étaient les petits rongeurs les plus probablement impliqués dans la prédation des œufs car les plus abondants sur notre site (R.Roy, données non publiées). Une identification de ces espèces à partir des marques de dents laissées dans la plasticine étant incertaine, ces visites ont été attribuées au groupe des petits rongeurs (*Cricetidae* spp.). Le Mésangeai du Canada (*Perisoreus canadensis*) était l'espèce avienne prédatrice d'œuf la plus probable sur le site d'étude, mais plusieurs espèces de passereaux forestiers ont pu laisser des traces dans la plasticine, ce qui ne nous a pas permis d'identifier jusqu'à l'espèce dans le cas des prédateurs aviaires. En plus des petits rongeurs, l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*) la martre d'Amérique (*Martes americana*), le renard roux (*Vulpes vulpes*) et l'ours noir (*Ursus americanus*) ont été les mammifères responsables de prédateurs sur les nids. La prédation par la couleuvre rayée (*Thamnophis sirtalis*), la seule espèce de serpent de la zone, était probablement négligeable puisque notre étude se limitait au stade de ponte (Thompson III et Burhans 2004) et que les œufs comptent pour une faible part du régime alimentaire de cette

espèce. La communauté relativement simple des prédateurs potentiels suggère que les résultats ont reflété une identification assez fine des espèces responsables des prédateurs sur les nids artificiels.

Dans notre étude, le traitement en coupe partielle n'affectait pas significativement les taux de prédation de nids (Régression de Cox;  $P > 0.8$ ), que ce soit dans la pessière ou dans la pinède, quelle que soit la définition choisie pour la prédation (tableau 2). De plus, aucune interaction avec la variable site d'étude n'étant retenue dans le modèle final, cela nous a permis de généraliser les résultats des autres variables à l'ensemble des nids utilisés au cours de cette expérience.

### **Prédateurs "classiques"**

Le taux de prédation était significativement plus élevé (Régression de Cox ;  $\chi^2 = 9.83$ ,  $P = 0.002$ ) dans le site dominé par l'épinette noire que dans celui dominé par le pin gris (tableau 2). Bien qu'en moyenne, le recouvrement du nid réduisait de 41.8% le risque de prédation d'un nid, cette variable n'était significative qu'en interaction avec la visibilité (Régression de Cox;  $\chi^2 = 8.39$ ,  $P = 0.004$ ). En effet, le recouvrement des œufs diminuait le risque de prédation uniquement lorsque le nid était très visible, le recouvrement ayant peu d'impact chez les nids qui étaient déjà bien dissimulés (figure 3). Selon cette définition de la prédation, les petits rongeurs étaient responsables de 63.2% des cas de prédation. Ceux-ci n'ont toutefois pas prédaté une plus grande proportion de nids non-recouverts (29 sur 55, Test exact de Fisher,  $P = 0.770$ ), contrairement aux autres types de prédateurs (26 sur 32, Test exact de Fisher,  $P < 0.001$ ). En séparant dans l'analyse les petits rongeurs des autres prédateurs, l'effet du recouvrement n'était significatif que pour ce dernier groupe uniquement lorsque la visibilité était élevée (Test exact de Fisher,  $P = 0,001$ ) (figure 4). De plus, bien que les œufs de poule présentaient fréquemment des rayures aux apex, aucun vrai oeuf n'a été brisé ou consommé sur place par les petits rongeurs au cours de cette expérimentation.

### **Prédateurs "excluant les petits rongeurs"**

En considérant que les petits rongeurs étaient incapables de prédateur un nid, et en les excluant de l'analyse, il est apparu que le recouvrement du nid influençait très significativement le risque de prédation en le réduisant de 71.2% (Régression de Cox;  $\chi^2 =$

17.72,  $P < 0.001$ ). La diminution du risque de prédation chez les nids recouverts était importante chez les oiseaux (4 sur 22, Test exact de Fisher,  $P = 0,003$ ) et approchait le seuil de signification chez les mammifères (4 sur 14, Test exact de Fisher,  $P = 0,171$ ). L'écart entre le taux de prédation des nids recouverts comparativement aux nids non recouverts était toutefois plus important dans les sites témoins que dans les sites traités (Régression de Cox, interaction recouvrement\*traitement;  $\chi^2 = 5.54$ ,  $P = 0.019$ ) (tableau 3). Les oiseaux ( $n = 22$ ), l'écureuil roux ( $n = 7$ ) et l'ours noir ( $n = 4$ ) étaient responsables de plus de 90% des cas de prédation observés (tableau 2). Au contraire de la "*prédation classique*", le taux de prédation était significativement plus élevé dans la pinède que dans la pessière (Régression de Cox;  $\chi^2 = 5.95$ ,  $P = 0.015$ ) (tableau 2).

### Prédations "*conséquentes*"

Avec cette définition plus réaliste s'inspirant davantage des conditions naturelles, les taux de prédation étaient de 75% à 66% plus faibles que ceux obtenus avec la définition "*classique*", respectivement pour les nids recouverts et non recouverts. Comme seulement deux des 27 cas de prédation ont été observés en pessière, l'analyse des données a été restreinte aux nids placés en pinède. Le faible effectif de nids prédatés (moins de 10% du total des nids) contribue probablement au fait qu'aucune variable n'explique de façon significative le risque de prédation observé. Les données obtenues révèlent toutefois que les nids recouverts étaient 2,1 fois moins prédatés en moyenne que les nids non recouverts, l'effet du recouvrement des nids étant proche du seuil de signification ( $P = 0.069$ ) (tableau 2). En répartissant les prédictions par types de prédateurs, les micromammifères n'ont pas prédaté une plus grande proportion de nids non-recouverts (8 sur 13, Test exact de Fisher,  $P = 0,574$ ), contrairement aux autres types de prédateurs (12 sur 15, Test exact de Fisher,  $P = 0,032$ ) (figure 5).

## DISCUSSION

Le débat actuel sur la remise en question de l'utilisation des nids artificiels repose principalement sur le fait que cette technique indirecte ne permet pas de reproduire les

conditions naturelles de la nidification. Dans cette étude, nous considérons que cette méthode peut toutefois être pertinente car les conditions naturelles de nidification sont reproductibles d'une façon plus rigoureuse, puisqu'en période de ponte certaines espèces nidifuges laissent leur nid temporairement sans surveillance. Dans ce cas précis, les biais éventuels liés à la défense, au camouflage du nid, ou à l'effet attractif d'un adulte sont limités. Étant une espèce nidifuge, la présence de poussins bruyants, les allées et venues d'adultes nourrissant après les éclosions ne sont pas non plus des biais éventuels de la méthode. De plus, l'approche visant à ne considérer que les cas de prédation ayant un impact réel sur la survie des œufs est nouvelle et devrait permettre de réduire encore les différences entre taux de prédation réels et expérimentaux.

Dans nos secteurs d'étude, la coupe partielle à des intensités moyennes de 24.4% et 34.5% n'influait pas le risque de prédation des nids de tétras en période de ponte, alors que les œufs ne sont pas gardés par la femelle. La seule étude ayant mesuré l'influence de la coupe partielle sur le risque de prédation des nids visait les passereaux (Steventon et al. 1999) et indiquait que des traitements à 30 et 60% n'affectaient pas la survie des couvées, sur des sites au Nord-Ouest de la Colombie Britannique (Canada). Dans notre cas, l'absence d'une augmentation de la visibilité immédiate des nids suite à la coupe partielle serait probablement due à la variabilité initiale des sites et au caractère local de l'échelle à laquelle la visibilité a été mesurée (le m<sup>3</sup> autour du nid). En revanche, à l'échelle du peuplement, l'ouverture due à la récolte, notamment à cause des chemins de coupe, crée de nombreuses lisières à l'intérieur de la forêt, autant de voies qui pourraient faciliter à priori le déplacement des prédateurs terrestres (Boulet et Darveau 2000). Mais les travaux d'Ibarzabal et Desrochers (2001) menés au Québec (Canada) pourraient apporter une explication quant à l'absence d'effet de ce traitement : selon eux, en forêt boréale aménagée, l'activité des prédateurs ne serait pas plus forte en bordure d'aire ouverte qu'en forêt profonde et une lisière n'augmenterait pas le risque de prédation de nids (e.g. Rudnický et Hunter 1993).

Pour comprendre l'influence d'autres facteurs tels que la visibilité du nid ou l'ouverture du peuplement suite à la coupe, l'identification spécifique des prédateurs et la connaissance de leur comportement est une nécessité selon de nombreux auteurs (Bayne et Hobson 1999;

Bayne et al. 1997; Larivière 1999; Martin 1987; Söderström et al. 1998). Sur nos sites d'études et selon la définition de la prédation de nids habituellement utilisée dans la littérature ("*prédation classique*"), les petits rongeurs étaient responsables de 63.2% des prédictions observées. Ces taux étaient très élevés (Boulet et al. 2000, Boulet et al. 2003, Darveau et al. 1997) mais comparables à ceux trouvés dans des contextes proches du nôtre (Bayne et al. 1997; Rangen et al. 2000) et caractéristique des nids au sol (Murray et al. 1983; Söderström et al. 1998). D'après DeGraaf et al. (1999), les nids au sol seraient plus vulnérables aux petits rongeurs simplement parce que ces derniers sont très abondants et passent plus de temps à chercher au sol. Pour cette raison, les taux de prédation significativement plus élevés dans la pessière que dans la pinède pourraient être expliqués par la différence entre les abondances de rongeurs au sein des deux sites d'étude. Angelstam (1986) a observé que les nids étaient détruits par différentes espèces de prédateurs dans des proportions relatives à leur abondance. Il suggérait que les individus de ces espèces sont également efficaces dans la détection des nids, notamment parce que la contribution des œufs dans le régime alimentaire des prédateurs étant extrêmement faible comparativement à la ressource disponible, il serait trop coûteux de se spécialiser dans cette ressource, disponible durant une aussi courte saison. Cela impliquerait que le risque de prédation dépend pour une grande partie des chances du prédateur de croiser aléatoirement un nid au cours de ses déplacements. Bien qu'aucun échantillonnage de petits rongeurs n'ait été effectué durant l'étude, l'aire d'étude dominée par l'épinette noire pourrait correspondre davantage à leurs exigences d'habitat et favoriser leur abondance comparativement à la pinède. La densité du sous-bois est statistiquement plus élevée dans la pessière que dans la pinède, notamment en raison d'une importante régénération en sapin baumier (*Abies balsamea*) et de l'abondance des chablis. Or la densité des débris ligneux et de la densité des strates basses semblent être des variables clés affectant l'abondance des populations de petits rongeurs (Anderson 1986; Carey et Johnson 1995; Steventon et al. 1998).

L'interaction significative entre le recouvrement des œufs et la visibilité immédiate du nid rejoint les observations de D'Éon (1997), pour qui la dissimulation visuelle d'un nid au sol favoriserait davantage sa protection dans les zones où le couvert est épars, car là les prédateurs utilisent davantage la vue. Même si dans notre cas, 63% des prédictions étaient imputables aux petits rongeurs, seul le groupe des autres prédateurs était responsable de

l'interaction (figure 4), le recouvrement n'ayant pas d'effet significatif chez les petits rongeurs quelque soit le niveau de visibilité du nid. Les oiseaux, représentés à 65% dans ce groupe, en tant que prédateurs visuels, seraient probablement à l'origine de cette interaction, et le recouvrement des œufs offrirait probablement une protection efficace contre eux.

La prédation des nids artificiels par les petits rongeurs est controversée. Les petits rongeurs sont incapables de briser des œufs de caille et à plus forte raison les œufs de Tétràs du Canada qui sont beaucoup plus volumineux et trop sphériques pour offrir une prise à la dent des petits rongeurs (Boag et al. 1984; DeGraaf et Maier 1996). En revanche, l'odeur dégagée par les œufs artificiels pourrait favoriser la détection des nids et augmenter les taux de prédation dus aux rongeurs (Bayne et Hobson 1999; Rangen et al. 2000). Dans leur étude recourant aux nids artificiels, ces biais ont poussé Langen et al. (1991) à ignorer les petits rongeurs soupçonnés de n'être pas des prédateurs de nids effectifs en nature. Dans notre cas, en se limitant aux "prédations excluant les petits rongeurs", le recouvrement des œufs représentait une protection très efficace contre la prédation. Si les oiseaux (spp.) et l'écureuil roux, responsables à 80.5% des cas de prédation, utilisent principalement la vue pour localiser leur nourriture, ils trouveraient par conséquent moins facilement un nid dont les œufs sont recouverts. Bien que les contextes étaient différents, nos résultats rejoignent ceux de Götmark et Alhund (1984) pour qui le recouvrement des nids d'Eider à duvet (*Somateria mollissima*) représentait une protection très efficace contre les prédateurs de nids sur des îles où les rongeurs étaient absents.

### **Doit-on re-définir la prédation de nids artificiels ?**

Théoriquement, la sélection naturelle devrait favoriser les individus ayant un comportement réduisant les effets négatifs de la prédation (Boag et al. 1984; Martin 1993; Moller 1984, 1987), et le recouvrement des œufs a pu représenter un facteur efficace au point que ce comportement est maintenant associé à l'espèce toute entière. Si les petits rongeurs étaient réellement incapables de prédater des nids de tétas, la définition de la prédation de nids "*excluant les petits rongeurs*" pourrait être justifiée, et présenterait un avantage théorique et biologique sur la définition "*classique*" qui associe une prédation de nid à la moindre trace de dent de petits rongeurs dans la plasticine. De plus, si les petits rongeurs

avaient vraiment un impact sur la survie des oeufs de Tétras du Canada (63.2% des cas de “*prédatons classiques*”) et sachant qu’ici le recouvrement seul ne réduisait pas le risque de prédation par ce groupe, il est probable que la pression évolutive imposée par les petits rongeurs n’aurait pas été assez forte pour favoriser ce comportement. Or ce comportement existe en nature. Leur importance dans la prédation des nids de Tétras du Canada serait donc contestable, et leur exclusion envisageable dans les analyses.

Malgré ces arguments, l’inefficacité des petits rongeurs n’a encore jamais été prouvée en ce qui concerne la prédation des œufs de Tétras du Canada en période de ponte. On ne peut donc pas les supprimer arbitrairement des analyses. Les petits rongeurs sont connus pour causer des déprédations sur les œufs et les poussins de passereaux (Bures 1997) et même d’espèces plus grandes (Piatt et al. 1990). Murray et al. (1983) ont par ailleurs montré que la souris sylvestre (présente aussi sur nos sites d’études), était un prédateur important des œufs et des poussins de Guillemot de Xantus (*Synthliboramphus [Endomychura] hypoleucus*) dont les œufs sont pourtant plus volumineux que ceux du Tétras du Canada. Sur 470 œufs pondus, 28% avaient été prédatés par les souris sylvestres avant la ponte du dernier œuf, et un autre 16% après le dernier œuf pondu. Bien que les œufs de Guillemot de Xantus soient plus volumineux que ceux du Tétras du Canada, l’hypothèse selon laquelle leur forme allongée a permis le bris des coquilles par les souris qu’interdisent des formes plus sphériques, serait à vérifier (Vander Haegen et De Graff 1996). D’autre part, même s’ils sont incapables de briser une coquille, les petits rongeurs sont capables d’emporter des œufs dans leur terrier. Bayne et Hobson (1999) ont remarqué la disparition des œufs de caille (*Coturnix japonica*) dans 40% des nids où les petits rongeurs étaient passés. Le transport de la proie à l’abri du terrier serait la conséquence d’un comportement d’autoprotection de la part des petits rongeurs (Bures 1997). Dans notre cas, l’identification des empreintes dentaires dans les oeufs en plasticine et sur l’apex des oeufs de poule a montré que les petits rongeurs jouent probablement un rôle important dans la prédation des couvées en prélevant les oeufs dans les nids. Toutefois, la capacité des petits rongeurs à briser un oeuf de Tétras du Canada reste à préciser.

L’analyse plus réaliste tenant compte des événements pouvant réellement affecter la survie des œufs (“*prédatons conséquentes*”) indiquait que les petits rongeurs étaient responsables de 48.2% des prédatons de nids (tableau 2). Pour ces prédatons il ne s’agissait pas d’œufs consommés sur place, mais d’œufs emportés dans un terrier ou sortis du nid

probablement lors d'un transport interrompu ou d'une tentative de destruction de la coquille par l'apex. Bien que le taux final de "*prédation conséquente*" soit proche du taux de "*prédation excluant les petits rongeurs*", la variation spécifique des prédateurs est ici un facteur important dans la compréhension des mécanismes de prédation des nids (Haskell 1995a). En comparaison, la prise en compte systématique des traces laissées sur la plasticine par un rongeur ("*prédation classique*") conduirait probablement à surestimer leur impact sur la survie des œufs et à déterminer des taux de prédation comparatifs peu réalistes entre la pessière et la pinède (tableau 2). D'autre part, d'un point de vue évolutif, le recouvrement des œufs présente un avantage pour l'espèce, en protégeant significativement la ponte contre les prédateurs autres que les petits rongeurs (figure 5). Il est donc probable qu'en nature la pression exercée par ce dernier groupe soit à l'origine de ce comportement, bien que dans notre étude il était minoritaire en nombre de nids artificiels prédatés. Le recouvrement semble influencer significativement le risque de prédation de nids artificiels quelque soit la définition choisie. Mais les "*prédictions conséquentes*" apportent une information certainement plus réaliste concernant la composition spécifique des prédateurs, la chronologie des prédictions et la variabilité des taux de prédation entre différents secteurs d'études. Pour ces raisons, cette approche nouvelle dans la littérature devrait être préférée aux autres définitions de prédation.

D'une manière générale, l'écureuil roux a participé faiblement à la prédation des nids (tableau 2), malgré les nombreuses études le désignant comme un grand consommateur d'œufs de Tétràs du Canada (Boag et al. 1984) et de passereaux (Boulet et al. 2003; Reitsma et al. 1990; Vander Haegen et De Graff 1996), particulièrement efficace dans les peuplements de résineux (Bayne et al. 1997; Boulet et al. 2000; Ibarzabal et Desrochers 2001). Les oiseaux chanteurs nichant au sol étant l'objet de leur étude, Rangen et al. (2001) estimaient que les écureuils avaient tendance à trouver plus facilement les nids artificiels que les nids naturels, ce qui repousserait dans notre cas l'éventualité d'une sous-estimation des prédictions par l'écureuil roux. Par ailleurs dans des études antérieures, il est possible que l'importance de l'écureuil roux sur la prédation des nids ait été surestimée, notamment à cause des études utilisant les nids artificiels sans moyen d'identifier les espèces prédatrices. Par exemple, Naylor et Bendell (1987) ont attribué à l'écureuil roux 35 prédictions sur 100 nids artificiels, dès lors qu'un œuf était sorti du nid ou partiellement enterré à proximité, tout en considérant



que cette proportion était comparable aux taux réels de prédation par l'écureuil. Une identification plus rigoureuse des prédateurs pourrait comme le suggère notre étude, réduire l'influence réelle de ce prédateur et augmenter celle des petits rongeurs même s'ils sont incapables d'ouvrir les œufs pour les consommer.

Toutes les études utilisant les nids artificiels jusqu'à présent ont considéré qu'un nid était prédaté dès qu'un œuf avait disparu, ou portait l'indice d'une visite par un prédateur. Le fait de confondre "prédation d'un nid" et "prédation d'un œuf" entraînerait logiquement une surestimation du risque de prédation des nids. En effet, tous les œufs d'une couvée sont rarement prédatés simultanément (Maxson et Oring 1978 ; présente étude), et en nature le succès de nidification n'est pas nul dès lors que des œufs intacts sont encore présents dans le nid. Cette remarque est d'autant plus vraie pour le Tétrás du Canada chez qui la femelle continue à couvrir ses œufs même si la ponte a été partiellement détruite (Keppie 1975).

Les taux de prédation présentés dans notre étude ont été calculés au terme d'une période d'exposition de 18 jours. Ce temps d'exposition conduit à une surestimation des taux de prédation naturels (Klett et Johnson 1982), et d'autre part ne permet pas de comparer les taux mesurés avec ceux d'autres études dont la méthodologie était différente. Cette durée de 18 jours était nécessaire dans notre étude pour mettre en évidence les facteurs influençant la prédation des nids, la taille d'échantillon et le nombre de nids prédatés étant trop faibles à la fin des six premiers jours. Même si les taux de prédation mesurés ne peuvent être assimilés aux taux réels, notre étude tend à montrer qu'en nature le risque pour un nid d'être prédaté au cours des six jours de la ponte est probablement très faible (1.6% de "*prédatons conséquentes*").

### **Doit-on proscrire l'utilisation des nids artificiels ?**

Faaborg (2004) a affirmé que "le seul moyen d'être certain des taux de prédation réels en un site est d'étudier des nids naturels". En réponse à cette assertion, Villard et Pärt (2004) ont fait remarquer justement que le suivi de nids naturels comporte aussi des biais évidents qui peuvent à leur tour influencer les taux de prédation mesurés. Nous suggérons que les nids artificiels pourraient être utilisables dans le cas très précis de certaines espèces nidifuges,

seulement en période de ponte lorsque les conditions sont plus facilement reproductibles. Mais même avec ces espèces, il serait primordial avant d'utiliser cette méthode de tenir compte de l'éventualité de recouvrement des œufs par la femelle pendant la ponte, et de choisir des périodes imitant les périodes naturelles si la femelle n'est pas sur le nid. Le comportement de recouvrement de la ponte, et son impact sur la survie des nids est relativement mal connu chez les gallinacés. Il est connu que le Grand Tétrás (Storaas 1988) et le Tétrás du Canada couvrent leurs œufs lorsque la femelle abandonne temporairement le nid. Or ces espèces possèdent toutes deux des œufs tachetés et relativement mimétiques sur un sol forestier (Baicich et Harrison 1997; Boag et al. 1984). Chez d'autres espèces nidifuges possédant des œufs clairs non mimétiques (e.g. gélinotte huppée *Bonasa umbellus*, (Yahner et Piergallini 1998; Yahner et Cypher 1987; Yahner et Scott 1988; Yahner et Voytko 1989; Yahner et Wright 1985), le rôle du recouvrement des œufs pourrait s'avérer encore plus important, et l'éventualité de ce comportement devrait être absolument prise en compte, sous peine de rendre les résultats inutilisables dans une optique d'aménagement. En dehors de ces cas particuliers, les nids artificiels ne devraient plus être considérés comme un outil permettant de mesurer des taux de prédation et les connaissances issues de leurs utilisations antérieures devraient être reconsidérées.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions pour leur soutien financier la Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable, à l'origine du réseau sur les coupes partielles mené en Abitibi-Témiscamingue et dont la présente étude s'inscrivait à l'intérieur de l'objectif général d'évaluation des effets de la coupe partielle sur les espèces gibiers. Nous remercions également pour leur soutien financier les organismes suivants : Développement Économique Canada, la Fondation de la faune du Québec, le Fonds de recherche sur la nature et les technologies (Québec) et la Fondation de l'université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. Enfin merci à Sandra Côté pour son abnégation et sa motivation inébranlables sur le terrain ainsi que Stéphane Valois, Jean-Claude Laroche pour leur aide ponctuelle lors de la fabrication des œufs artificiels.

## LISTE DES RÉFÉRENCES

- Anderson, P. K. 1986. Foraging range in mice and voles : the role of risk. *Canadian Journal of Zoology* 64:2645-2653.
- Angelstam, P. 1986. Predation on ground nesting birds' nests in relation to predator densities and habitat edge. *Oikos* 47:365-373.
- Arnold, T. W., F. C. Rohwer, and T. Armstrong. 1987. Egg viability, nest predation, and the adaptative significance of clutch size in prairie ducks. *The American Naturalist* 130:643-653.
- Baichich, P. J., and C. J. O. Harrison 1997. A guide to the nests, eggs, and nestlings of north american birds. Academic Press.
- Bayne, E. M., and K. A. Hobson. 1997. Temporal patterns of predation on artificial nests in the southern boreal forest. *Journal of Wildlife Management* 61:1227-1234.
- Bayne, E. M., and K. A. Hobson. 1999. Do clay eggs attract predators to artificial nests? *Journal of Field Ornithology* 70:1-7.
- Bayne, E. M., K. A. Hobson, and P. Fargey. 1997. Predation on artificial nests in relation to forest type: contrasting the use of quail and plasticine eggs. *Ecography* 20:223-239.
- Boag, D. A., S. T. Reeb, and M. A. Schroeder. 1984. Egg loss among spruce Grouse inhabiting lodgepole pine forests. *Canadian Journal of Zoology* 62:1034-1037.
- Boag, D. A., and M. A. Schroeder. 1992. Spruce Grouse. Page 27 in A. Poole, P. Stettenheim, and F. Gill, editors. *The birds of North America*, No 5. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington, DC.: The American Ornithologists' Union.
- Boulet, M., M. Darveau. 2000. Depredation of artificial bird nests along roads, rivers and lakes in a boreal balsam fir forest. *Canadian Field-Naturalist* 114:83:88.
- Boulet, M., M. Darveau, and L. Bélanger. 2000. A landscape perspective of bird nest predation in a managed boreal black spruce forest. *Écoscience* 7:281-289.
- Boulet, M., M. Darveau, and L. Bélanger. 2003. Nest predation and breeding activity of songbirds in riparian an nonriparian black spruce strips of central Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 33:922-930.
- Bourget, A.A. 1973. Relation of eiders and gulls nesting in mixed colonies in Penobscot Bay, Maine. *The Auk* 90:809-820.

- Bourque, J., M-A., Villard. 2001. Effects of selection cutting landscape-scale harvesting on the reproductive success of two neotropical bird species. *Conservation Biology* 15:184-195.
- Brongo, D. 2002. Effets de lisières sur l'occurrence, l'activité reproductrice et le risque de prédation des nids des oiseaux chanteurs en forêt boréale mixte. Mémoire de Maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal. 80 p.
- Buler, J. J., and R. B. Hamilton. 2000. Predation of natural and artificial nests in a southern pine forest. *The Auk* 117:739-747.
- Bures, S. 1997. High common vole *Microtus arvalis* predation on ground-nesting bird eggs and nestlings. *Ibis* 139:173-174.
- Burke, D. M., K. Elliot, L. Moore, W. Dunford, E. Nol, J. Phillips, S. Holmes, and K. E. Freemark. 2004. Patterns of nest predation on artificial and natural nest in forests. *Conservation Biology* 18:381-388.
- Carey, A. B., and M. L. Johnson. 1995. Small mammals in managed, naturally young, and old-growth forests. *Ecological Applications* 5:336-352.
- Darveau, M., L. Bélanger, J. Huot, É. Mélançon, and S. DeBellefeuille. 1997. Forestry practices and the risk of bird nest predation in a boreal coniferous forest. *Ecological Applications* 7:572-580.
- DeGraaf, R. M., and T. J. Maier. 1996. Effect of egg size on predation by White-Footed mice. *Wilson Bulletin* 108:535-539.
- DeGraaf, R. M., T. J. Maier, and T. K. Fuller. 1999. Predation of small eggs in artificial nests : effects of nest position, edge, and potential predator abundance in extensive forest. *Wilson Bulletin* 111:236-242.
- D'Éon, R. G. 1997. Vegetative concealment, proximity to trails and predators activity as relative factors affecting nest success and egg loss in spruce grouse, *Dendragapus canadensis*. *The Canadian Field Naturalist* 111:399-402.
- Donovan, T. M., P. W. Jones, E. M. Annand, and F. R. Thompson III. 1997. Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* 78:2064-2075.
- Dwernychuk, L. W., and D. A. Boag. 1972. How vegetative cover protects duck nests from egg-eating birds. *Journal of Wildlife Management* 3:955-958.

- Esler, D., and J. B. Grand. 1993. Factors influencing depredation of artificial duck nests. *Journal of Wildlife Management* 57:244-248.
- Faaborg, J. 2004. Truly artificial nests studies. *Conservation Biology* 18:369-370.
- Gerell, R. 1985. Habitat selection and nest predation in a common Eider population in southern Sweden. *Ornis Scandinavica* 16:129-139.
- Götmark, F. 1989. Costs and benefits to Eiders nesting in gull colonies: a field experiment. *Ornis Scandinavica* 20:283-288.
- Götmark, F., and M. Alhund. 1984. Do field observers attract nest predators and influence nesting success of Common Eiders ? *Journal of Wildlife Management* 48:381-387.
- Haskell, D. G. 1995a. Forest fragmentation and nest predation : are experiments with japanese Quail eggs misleading ? *The Auk* 112:767-770.
- Haskell, D. G. 1995b. A reevaluation of the effects of forest fragmentation on rates of bird-nest predation. *Conservation Biology* 9:1316-1318.
- Herzog, P. W. 1978. Food selection by female spruce Grouse during incubation. *Journal of Wildlife Management* 42:632-636.
- Hill, D. A. 1984. Factors affecting nest success in the Mallard and Tufted Duck. *Ornis Scandinavica* 15:115-122.
- Ibarzabal, J., and A. Desrochers. 2001. Lack of relationship between forest edge proximity and nest predator activity in an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 31:117-122.
- Keppie, D. M. 1975. Clutch size of the spruce grouse, *Canachites canadensis franklinii*, in southwest Alberta. *The Condor* 77:91-92.
- Keppie, D. M., and P. W. Herzog. 1978. Nest site characteristics and nest success of spruce Grouse. *Journal of Wildlife Management* 42:628-632.
- Keppie, D. M., and J. Towers. 1990. Using phenology to predict commencement of nesting female spruce Grouse (*Dendragapus canadensis*). *American Midland Naturalist* 124:164-170.
- King, D. I., R. M. DeGraaf, C. R. Griffin, and T. J. Maier. 1999. Do predation rates on artificial nests accurately reflect predation rates on natural bird nests? *Journal of Field Ornithology* 70:257-262.

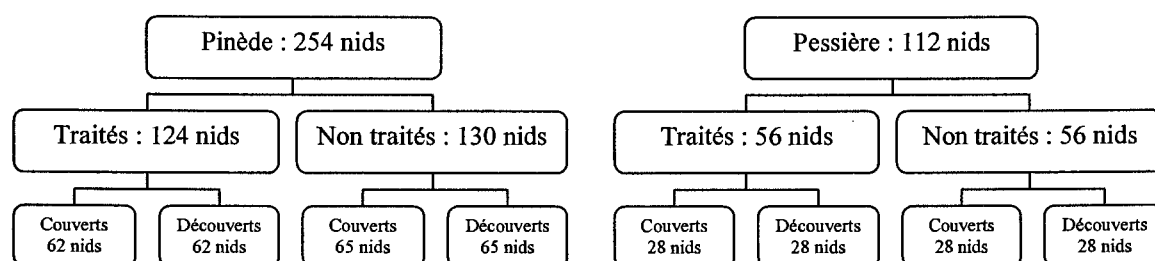
- Klett, A. T., and D. H. Johnson. 1982. Variability in nest survival rates and implications to nesting studies. *The Auk* 99:77-87.
- Langen, T. A., D. T. Bolger, and T. J. Case. 1991. Predation on artificial bird nests in chaparral fragments. *Oecologia* 86:395-401.
- Larivière, S. 1999. Reasons why predators cannot be inferred from nest remains. *The Condor* 101:718-721.
- Major, R. E., and C. E. Kendal. 1996. The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: a review of methods and conclusions. *Ibis* 138:298-307.
- Martin, T. E. 1987. Artificial nest experiments: effects of nest appearance and type of predator. *The Condor* 89:925-928.
- Martin, T. E. 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Current Ornithology* 9:163-197.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation and nest sites : new perspectives on old patterns. *Bioscience* 43:523-532.
- Maxson, S. J., and L. W. Oring. 1978. Mice as a source of egg loss among ground-nesting birds. *The Auk* 95:582-584.
- McCourt, K. H., D. A. Boag, and D. M. Keppie. 1973. Female spruce Grouse activities during laying and incubation. *The Auk* 90:619-623.
- Møller, A. P. 1984. On the use of feathers in birds' nests: predictions and tests. *Ornis Scandinavica* 15:38-42.
- Møller, A. P. 1987. Egg predation as a selective factor for nest design : an experiment. *Oikos* 50:91-94.
- Møller, A. P. 1989. Nest site selection across field-woodland ecotones: the effect of nest predation. *Oikos* 56:240-246.
- Montgomerie, R. D., and P. J. Weatherhead. 1988. Risks and rewards of nest defence by parent birds. *The Quarterly Review of Biology* 63:167-187.
- Murray, K. G., K. Winnet-Murray, Z. A. Eppeley, G. L. J. Hunt, and D. B. Schwartz. 1983. Breeding biology of Xantus' Murrelet. *The Condor* 85:12-21.
- Naylor, B. J., and J. F. Bendell. 1987. Egg loss and nest site selection on spruce grouse.

- Olson, R., and F. C. Rohwer. 1998. Effects of human disturbance on success of artificial duck nests. *Journal of Wildlife Management* 62:1142-1146.
- Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996. Manuel de foresterie.
- Ortega, C. P., J. C. Ortega, C. A. Rapp, and S. A. Backensto. 1998. Validating the use of artificial nests in predation experiments. *Journal of Wildlife Management* 62:925-932.
- Pendergast, B. A., and D. A. Boag. 1971. Maintenance and breeding of spruce Grouse in captivity. *Journal of Wildlife Management* 35:177-179.
- Piatt, J. F., B. D. Roberts, W. W. Lidster, J. L. Wells, and S. A. Hatch. 1990. Effects of human disturbance on breeding Least and Crested Auklets at St. Lawrence Island, Alaska. *The Auk* 107:342-350.
- Rangen, S. A., R. G. Clark, and K. A. Hobson. 2000. Visual and olfactory attributes of artificial nests. *The Auk* 117:136-146.
- Rangen, S. A., R. G. Clark, and K. A. Hobson. 2001. Predator responses to similarity and dispersion of artificial nest sites: implications for the structure of boreal forest songbird communities. *The Auk* 118:105-115.
- Redmond, G. W., D. M. Keppie, and P. W. Herzog. 1982. Vegetative structure, concealment, and success at nests of two races of spruce Grouse. *Canadian Journal of Zoology* 60:670-675.
- Reitsma, L. R., R. T. Holmes, and T. W. Sherry. 1990. Effects of removal of red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus* and eastern chipmunks, *Tamias striatus*, on nest predation in a northern hardwood forest: an artificial nest experiment. *Oikos* 57:375-380.
- Roper, J. J. 1992. Nest predation experiments with quail eggs: too much to swallow? *Oikos* 65:528-530.
- Rudnicki, T. C., and M. L. J. Hunter. 1993. Avian nest predation in clearcuts, forests, and edges in a forest-dominated landscape. *Journal of Wildlife Management* 57:358-364.
- Salonen, V., and A. Penttinen. 1988. Factors affecting nest predation in the Great Crested Grebe: field observations, experiments and their statistical analysis. *Ornis Fennica* 65:13-20.
- Schranck, B. W. 1972. Waterfowl nest cover and some predation relationships. *Journal of Wildlife Management* 36:182-186.

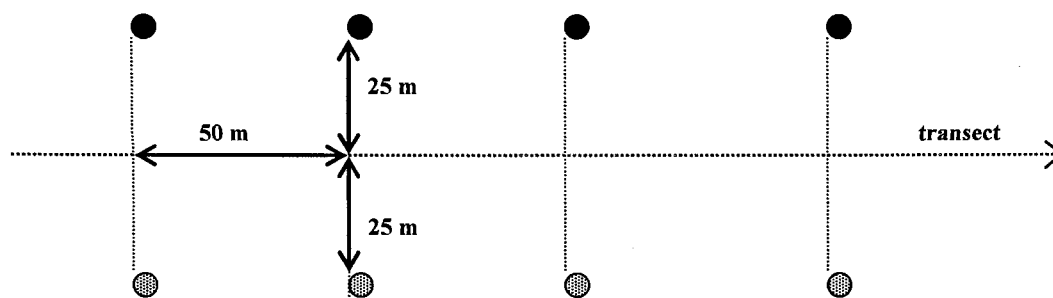
- Smyth, K. E., and D. A. Boag. 1984. Production in spruce Grouse and its relationship to environmental factors and population parameters. *Canadian Journal of Zoology* 62:2250-2257.
- Söderström, B., T. pärt, and J. Rydén. 1998. Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones : an experiment and a review. *Oecologia* 117:108-118.
- Steventon, J. D., K. L. MacKenzie, and T. E. Mahon. 1998. Response of small mammals and birds to partial cutting and clearcutting in northwest British Columbia. *Forestry Chronicle* 74:703-713.
- Steventon, J. D., P. K. Ott, and K. L. MacKenzie. 1999. Effect of partial cutting on predation risk to artificial bird nests. *Canadian Journal of Forest Research* 29:1911-1915.
- Storaas, T. 1988. A comparison of losses in artificial and naturally occurring Capercaillie nests. *Journal of Wildlife Management* 52:123-126.
- Sugden, L. G., and G. W. Beyersbergen. 1986. Effect of density and concealment on American Crow predation of simulated duck nests. *Journal of Wildlife Management* 50:9-14.
- Thompson III, F. R., and D. E. Burhans. 2004. Differences in predators of artificial and real songbird nests: evidence of bias in artificial nest studies. *Conservation Biology* 18:373-380.
- Towers, J. 1988. Age determination of juvenile spruce Grouse in eastern Canada. *Journal of Wildlife Management* 52:113-115.
- Vander Haegen, and De Graff. 1996. Predation on artificial nests in forested riparian buffer strips. *J.Wildl.Manage* 60:542-550.
- Villard, M.-A., and T. Pärt. 2004. Don't put all your eggs in real nests: a sequel to Faaborg. *Conservation Biology* 18:371-372.
- Wallestad, R., and D. Pyrah. 1974. Movement and nesting of sage grouse hens in central Montana. *Journal of Wildlife Management* 38:630-633.
- Whelan, C. J., M. L. Dilger, D. Robson, N. Hallyn, and S. Dilger. 1994. Effect of olfactory cues on artificial-nest experiments. *The Auk* 111:945-952.
- Wilson, G. R., M. C. Brittingham, and L. J. Goodrich. 1998. How well do artificial nests estimate success of real nests? *The Condor* 100:357-364.



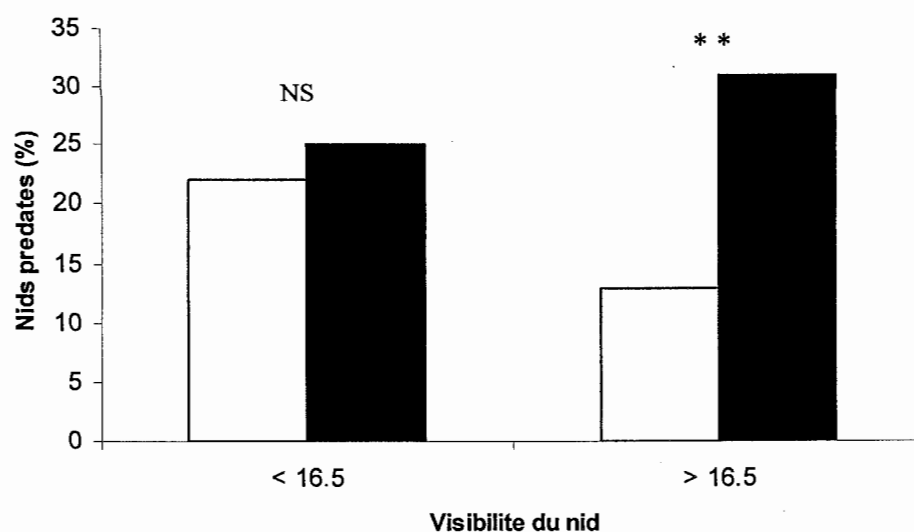
- Yahner, and Mahan. 1996a. Depredation of artificial ground nests in a managed forested landscape. *Conservation Biology* 10:285-288.
- Yahner, R., and N. H. Piergallini. 1998. Effects of microsite on predation of artificial ground nests. *Wilson Bulletin* 110:439-442.
- Yahner, R. H., and B. L. Cypher. 1987. Effects of nest location on depredation of artificial arboreal nests. *Journal of Wildlife Management* 51:178-181.
- Yahner, R. H., and C. G. Mahan. 1996b. Effects of egg type on depredation of artificial ground nests. *Wilson Bulletin* 108:129-136.
- Yahner, R. H., and D. P. Scott. 1988. Effects of forest fragmentation on depredation of artificial nests. *Journal of Wildlife Management* 52:158-161.
- Yahner, R. H., and R. A. Voytko. 1989. Effects of nest-site selection on depredation of artificial nests. *Journal of Wildlife Management* 53:21-25.
- Yahner, R. H., and A. L. Wright. 1985. Depredation on artificial ground nests: effects of edge and plot age. *Journal of Wildlife Management* 49:508-513.
- Zanette, L. 2002. What do artificial nests tell us about nest predation? *Biological Conservation* 103:323-329.



**Figure 1.** Répartition des nids artificiels au sein des deux secteurs d'étude.

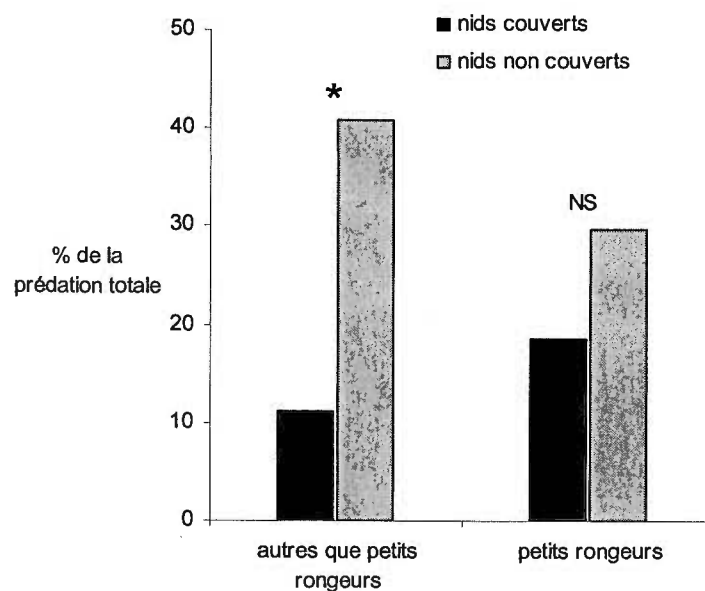


**Figure 2.** Installation des nids artificiels recouverts ● et découverts ● le long d'un transect.



**Figure 3.** Taux de “*prédation classique*” pour l’interaction significative ( $P < 0.01$ ) entre la visibilité et le recouvrement de la ponte des nids artificiel. La visibilité est mesurée selon un indice allant de 0 (visibilité minimale) à 25 (visibilité maximale) (Donovan et al. 1997); 16.5 correspond à la médiane de la visibilité mesuré sur l’ensemble des nids de l’étude.





**Figure 5.** Influence du recouvrement sur le risque de “*prédation consécutive*” de nids artificiels selon deux groupes de prédateurs, les petits rongeurs et les autres prédateurs (oiseaux; ours; écureuil; renard).

**Tableau 1.** Influence du traitement en coupe partielle et du groupement écologique d'essences sur trois variables locales de végétation.

		surface terrière		densité du sous-bois		visibilité (Donovan et al. 1997)	
		moyenne	<i>SD</i>	moyenne	<i>SD</i>	moyenne	<i>SD</i>
<b>Pinède</b>	Traités	18.82	8.64	2.17	1.41	16.59	5.31
	Témoins	28.89	8.57	2.47	1.55	18.32	6.24
<b>Pessière</b>	Traités	14.04	6.40	3.30	1.54	14.83	6.17
	Témoins	17.36	6.94	3.87	1.18	14.25	5.85

**Tableau 2.** Taux de prédation mesurés sur les nids artificiels et variation spécifique des prédateurs selon les trois définitions de la prédation, “classiques”, “excluant les petits rongeurs” et “conséquentes”.

	<i>nids</i>	Prédations “classiques”		Prédations “excluant les petits rongeurs”		Prédations “conséquentes”	
		<i>prédatés</i>	%	<i>prédatés</i>	%	<i>prédatés</i>	%
Peuplements témoins	186	44	23.7	18	9.7	13	7.0
Peuplements traités	180	43	23.9	18	10.0	14	7.8
Nids recouverts	183	32	17.5	8	4.4	8	4.4
Nids non recouverts	183	55	30.1	28	15.3	19	10.4
En pinède	254	47	18.5	31	12.2	25	9.8
En pessière	112	40	35.7	5	4.5	2	1.8
Petits rongeurs		55	63.2	0	0	13	48.2
Oiseaux (spp.)		21	24.1	22	61.1	6	22.2
Ours noir		3	3.4	4	11.1	4	14.8
Renard roux		1	1.2	1	2.8	1	3.7
Écureuil roux		6	6.9	7	19.4	3	11.1
Lièvre d’Amérique		1	1.2	2	5.6	0	0



**Tableau 3.** Taux de prédation “*excluant les petits rongeurs*” pour l’interaction significative ( $P = 0.019$ ) entre le traitement et le recouvrement de la ponte des nids artificiels.

	<i>n</i>	Sites témoins				Sites traités			
		recouverts		non recouverts		recouverts		non recouverts	
		<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Nids Prédats	36	01	06	17	94	07	39	11	61
Nids non prédats	330	92	55	76	45	83	51	79	49

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Espèce caractéristique de la forêt boréale résineuse, le Tétrás du Canada a montré à travers notre étude une relative capacité d'adaptation, lui permettant de se maintenir à moyen terme dans un paysage exploité en coupes totales. Néanmoins, une diminution faible mais significative du tétras était observée à mesure que la surface des perturbations anthropiques (CPRS en majorité) augmentait dans un rayon de 200 m centré sur les points d'appel. Si la probabilité de présence est un outil controversé de mesure de qualité d'habitat, elle reste toutefois un indice évocateur dans certaines conditions. Grâce à une analyse plus fine, tenant compte des caractères individuels des oiseaux capturés, la corrélation entre perte d'habitat et qualité d'habitat n'est pas apparue aussi linéaire que le dénombrement le supposait. En effet, les habitats modérément perturbés étaient occupés majoritairement par des adultes, c'est à dire les individus les plus actifs dans la reproduction, les plus à même de s'approprier un territoire correspondant aux exigences de l'espèce ; les habitats fortement et très faiblement perturbés étant majoritairement occupés par des jeunes oiseaux, inexpérimentés et probablement refoulés vers des habitats de qualité secondaire. Ces résultats confirmeraient la relative adaptabilité d'une espèce nord-boréale aux perturbations de son milieu, mais plus encore dans le cas du tétras, ils semblent indiquer qu'un certain degré de perturbation réponde davantage aux exigences de cette espèce, peut-être en raison de l'hétérogénéité des habitats qu'elle induit et dont le Tétrás du Canada est par ailleurs dépendant tout au long de son cycle annuel.

L'importance prépondérante pour le Tétrás du Canada des caractéristiques locales d'habitat telles l'obstruction visuelle des strates basses a mis en évidence l'effet positif des forêts riveraines, présentant naturellement un sous-bois plus dense en raison des aulnes, sapins baumier et autres arbustes feuillus dont la croissance est stimulée par les conditions édaphiques.

Dans ce cas, les techniques alternatives à la coupe totale induisant un éclaircissement des peuplements sont-elles en mesure d'affecter la qualité d'habitat

du tétras, en diminuant brutalement l'obstruction visuelle au niveau des strates basses? Le deuxième chapitre du présent travail a permis d'apporter des éléments de réponses puisque l'ouverture des peuplements induite par la coupe partielle en forêt boréale n'a pas affecté la survie des oeufs pendant la ponte, lorsque la femelle abandonne temporairement son nid. Bien que nouveaux dans la littérature, ces résultats se limitent à une période très courte de la vie du tétras, et laissent de la place à d'autres questionnements relatifs à l'impact des coupes partielles sur la qualité d'habitat du Tétras du Canada. Néanmoins, le comportement de recouvrement du nid qu'adoptent les femelles lorsqu'elles abandonnent temporairement leur couvée jouerait un rôle important dans la diminution du risque de prédation de leurs oeufs, et l'importance de ce comportement est pour la première fois mise en évidence chez un oiseau forestier. Dans un contexte où le recours aux nids artificiels est de plus en plus controversé en raison des biais qu'induisent la plupart du temps cette méthode, la présente étude enrichit le débat. Nous suggérons que ces nids pourraient être utilisables dans le cas très précis de certaines espèces nidifuges, seulement en période de ponte lorsque les conditions naturelles sont plus facilement reproductibles.

Enfin, l'influence combinée des variables paysagères (proportion des coupes) et des variables locales (peuplements riverains, densité des strates basses) sur la qualité d'habitat du Tétras du Canada suggère que certaines politiques visant l'aménagement des forêts au Québec pourraient affecter cette espèce. L'exploitation partielle des forêts riveraines résiduelles limitant des coupes totales, autorisée par la loi québécoise (RNI) ne risque-t-elle pas de nuire au Tétras du Canada en altérant un habitat de grande valeur pour cette espèce ? Par extension, l'exploitation totale des forêts résiduelles autorisée dès que la régénération adjacente atteint trois mètres de hauteur ne supprime-t-elle pas un habitat "refuge" avant que la coupe régénérée serve d'habitat potentiel au Tétras du Canada ? Enfin, quelles structure et composition un peuplement issu de coupe totale doit-il présenter afin d'assurer au tétras un milieu de vie favorable tout au long de l'année ?

Ces questions laissées en suspend nécessiteront de nouvelles recherches pour anticiper l'influence des mesures législatives et des pratiques forestières sur le Tétrás du Canada au Québec.

## RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION ET DE LA CONCLUSION GÉNÉRALES

- Bender D.J., Contreras T.A., Fahrig L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79(2):517-533.
- Bergeron Y., Harvey B., Leduc A., Gauthier S. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles: considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *The Forestry Chronicle* 75 (1).
- Imbeau L., Mönkkönen M., Desrochers A. 2001. Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology* 15(4):1151-1162.
- Lautenschlager. 1997. Biodiversity is dead. *Wildlife Society Bulletin* 25:679-685.
- McCourt K.H., Boag D.A., Keppie D.M. 1973. Female spruce Grouse activities during laying and incubation. *The Auk* 90:619-623.
- Potvin F., Bertrand N. 2004. Leaving forest strips in large clear-cut landscapes of boreal forest: a management scenario suitable for wildlife? *Forestry Chronicle* 80(1):44-53.
- Simon N.P.P., Schwab F.E., Diamond A.W. 2000. Patterns of breeding bird abundance in relation to logging in western Labrador. *Canadian Journal of Forest Research* 30(2):257-263.
- Steventon, J. D., K. L. MacKenzie, and T. E. Mahon. 1998. Response of small mammals and birds to partial cutting and clearcutting in northwest British Columbia. *Forestry Chronicle* 74:703-713.
- Steventon, J. D., P. K. Ott, and K. L. MacKenzie. 1999. Effect of partial cutting on predation risk to artificial bird nests. *Canadian Journal of Forest Research* 29:1911-1915.
- Sullivan T.P., Sullivan D.S., Lindgren P.M.F. 2001. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems. I. Diversity of stand structure. *Journal of applied ecology* 38:1221-133.
- Turcotte F., Courtois R., Couture R., Ferron J. 2000. Impact à court terme de l'exploitation forestière sur le Tétrás du Canada (*Falci pennis canadensis*). *Canadian Journal of Forest Research* 30(2):202-210.